

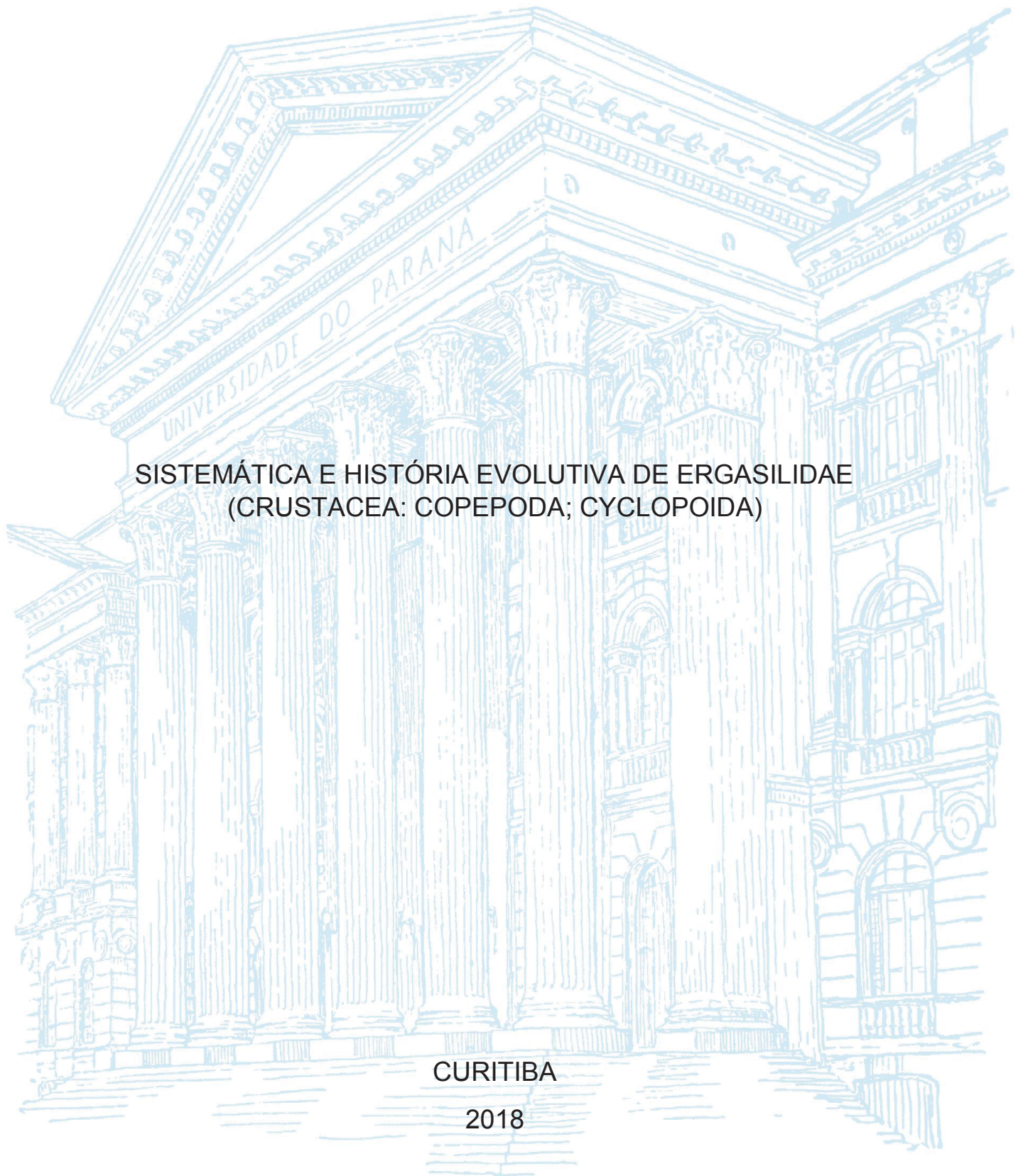
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

TAÍSA MENDES MARQUES ORSI

SISTEMÁTICA E HISTÓRIA EVOLUTIVA DE ERGASILIDAE  
(CRUSTACEA: COPEPODA; CYCLOPOIDA)

CURITIBA

2018



TAÍSA MENDES MARQUES ORSI

Sistemática e História Evolutiva de Ergasilidae (Crustacea:  
Copepoda: Cyclopoida)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Microbiologia, Parasitologia e Patologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Microbiologia, Parasitologia e Patologia

Orientador: Walter A. Boeger, Ph.D.  
Co-orientadora: Luciana Patella de Azambuja, Dr.

CURITIBA

2018

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.  
Biblioteca de Ciências Biológicas.  
(Rosilei Vilas Boas - CRB/9-939).

Orsi, Taísa Mendes Marques.

Sistemática e história evolutiva de Ergasilidae (Crustacea, Copepoda, Cyclopoida). / Taísa Mendes Marques Orsi. – Curitiba, 2018.  
216 p.: il. ; 30cm.

Orientadora: Walter A. Boeger.

Coorientadora: Luciana Patella de Azambuja.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Microbiologia, Parasitologia e Patologia.

1. Copépodes. 2. Taxonomia. 3. Filogenia. 4. Crustáceos. I. Título. II. Boeger, Walter A. III. Azambuja, Luciana Patella de. IV. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Microbiologia, Parasitologia e Patologia.

CDD (20. ed.) 595.34



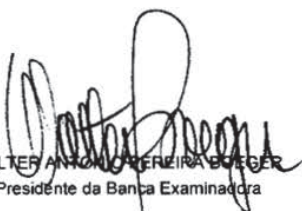
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SETOR CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO MICROBIOLOGIA,  
PARASITOLOGIA E PATOLOGIA - 40001016044P0

### TERMO DE APROVAÇÃO

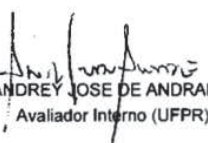
Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em MICROBIOLOGIA, PARASITOLOGIA E PATOLOGIA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **TAÍSA MENDES MARQUES ORSI** intitulada: **Sistemática e historia evolutiva de Ergasilidae (Crustacea, Copepoda, Cyclopoida)**, após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua **APROVAÇÃO** no rito de defesa.

A outorga do título de doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

Curitiba, 18 de Dezembro de 2018.

  
WALTER ANTONIO FERREIRA BOEGER  
Presidente da Banca Examinadora

  
MARCELO BELTRÃO MOLENTO  
Avaliador Interno (UFPR)

  
ANDREY JOSE DE ANDRADE  
Avaliador Interno (UFPR)

  
RAFAEL ANTUNES BAGGIO  
Avaliador Externo (FIES)

  
MARCEL KRUCHELSKI TSCHA  
Avaliador Externo (ICC-ELICRUZ)



## **Agradecimentos**

Sinto que esta conquista não é só minha. Este foi um trabalho feito à muitas mãos: de meu orientador, de minha família, de meus amigos. Logo tenho muito a agradecer a várias pessoas muito importantes.

Ao meu orientador Walter Boeger agradeço por me receber como aluna desde a graduação no seu laboratório. Obrigada pela confiança no meu trabalho, pelo respeito, por me ensinar, pela compreensão e pelos sábios conselhos sempre que o procurei para conversar. Eu realmente aprendi muito com você.

Aos meus pais que inúmeras vezes me apoiaram, me acalmaram e me ajudaram em coletas. Meu pai que dedicou muito de seu tempo e de seu hobby para me ajudar e fazia este “esforço” de pescar para que eu tivesse um maior número amostral. Minha mãe que sempre colocou minha formação em primeiro lugar. A vocês meu eterno amor e agradecimento.

Ao meu marido Carlos, por toda sua infinita paciência e dedicação. Seu apoio, ombro, palavras de apoio e presença foram cruciais durante todo o processo e especialmente na fase de finalização. Meu amor, este é mais pequeno passo no caminho chamado vida que estamos caminhando a dois e tenho absoluta certeza que não haveria companheiro melhor. Prometo que sempre tentarei te dar a minha melhor metade. Te amo!

Aos meus amigos e colegas de laboratório Luciana, Dayane, Baggio, Emanuel, Carol e Alini. Ninguém vive ou trabalha sozinho, vocês tornaram a rotina mais leve e agregaram imensamente à minha jornada profissional de diversas maneiras. Tenho certeza que além de colegas de profissão fiz também amigos para a vida.

Ao curso de Pós-Graduação de Microbiologia, Parasitologia e Patologia da Universidade Federal do Paraná. Aos professores pelos ensinamentos

À CAPES pela concessão da bolsa de Doutorado.

A evolução criou toda a vida senciente neste planeta  
usando apenas uma ferramenta: o erro.

Westworld.

## RESUMO

Ergasilidae é uma das maiores famílias dentre os Copepoda parasitos, sendo considerada uma das mais comuns parasitando peixes marinhos porém é bastante comum em ambientes continentais também. Entretanto, assim como para a maioria dos animais, acredita-se que a fauna de ergasilídeos ainda seja muito pouco conhecida. A família apresenta uma grande diversidade de espécies, um total de 261 espécies e 29 gêneros válidos. Dentre eles está *Ergasilus* sendo este o gênero mais representativo da família. Estudos prévios mostram que Ergasilidae está presente em todos os continentes, com exceção da Antártida, e em vários regimes de salinidade. Utilizam, em sua maioria, peixes como hospedeiros, mas também estão presentes em moluscos. Foram relatados em 25 diferentes ordens de peixes, marinhos e continentais. O presente estudo foi dividido em três capítulos. O capítulo 1 teve como objetivo propor uma hipótese filogenética usando uma combinação de dados morfológicos, 18S rDNA e 28S rDNA, revisar as diagnoses e composição dos gêneros considerados válidos em Ergasilidae, e apresentar uma chave dicotômica para os gêneros da família. Adicionalmente, uma chave dicotômica das espécies Neotropicais de Ergasilidae é apresentada. Neste capítulo foram utilizados dois marcadores moleculares ribossomais para propor uma hipótese filogenética para a família, para isso foram identificados e sequenciados 24 representantes de 8 gêneros de Ergasilidae, sendo um novo gênero. O capítulo 2 teve como objetivo testar se a grande diversificação apresentada pela família é devido à troca de hospedeiros através de um dos conceitos do Paradigma de Estocolmo, o *Ecological fitting*, ou é dada devido à co-especiação. Para tal, os padrões históricos de relacionamento hospedeiro-parasito e de sua distribuição geográfica foram reconstruídos utilizando-se a hipótese derivada da análise Bayesiana de 54 espécies de Ergasilidae apresentada no capítulo 1; e as famílias de hospedeiros e a distribuição geográfica das espécies incluídas foram mapeadas na filogenia de Ergasilidae utilizando-se o algoritmo de Liebermann. Foram observados que eventos de expansão e isolamento foram na maioria das vezes associados a incorporação (expansão) e/ou troca imediata de hospedeiros (isolamento). Por fim, o capítulo 3 teve como objetivo descrever, ilustrar e propor novos táxons que foram encontrados durante o desenvolvimento do trabalho como um todo. Apesar de eventuais limitações associadas sobre a densidade amostral nesse estudo, fica claro que o padrão de diversificação dos Ergasilidae é mais dinâmico do que aquele que seria putativamente proposto pela escola de máxima coespeciação. A diversificação dos Ergasilidae parece ter procedido através do aproveitamento das oportunidades de colonização e dispersão conferidas pelos seus hospedeiros do que por um processo passivo de diversificação vicariante.

Palavras-chave: Ergasilidae, taxonomia, filogenia

## ABSTRACT

Ergasilidae is one of the largest families among Copepoda parasites, being considered one of the most common parasitizing marine fishes but is quite common in continental environments as well. However, as for most animals, it is believed that the ergasilide fauna is still very little known. The family presents a great diversity of species, a total of 261 species and 29 valid genera. Among them is *Ergasilus* being this the most representative genus of the family. Previous studies have shown that Ergasilidae is present in all continents except Antarctica, and in several salinity regimes. They mostly use fish as hosts, but they are also present in mollusks. They have been reported in 25 different orders of fish, both marine and continental. The present study was divided into three chapters. The first chapter aimed to propose a phylogenetic hypothesis using a combination of morphological data, 18S rDNA and 28S rDNA, to review the diagnoses and composition of genera considered valid in Ergasilidae, and to present a dichotomous key for the genera of the family. In addition, a dichotomous key of the Neotropical species of Ergasilidae is presented. In this chapter two ribosomal molecular markers were used to propose a phylogenetic hypothesis for the family, for which 24 representatives of 8 genera of Ergasilidae were identified and sequenced, being a new genus. The second chapter aims to test whether the exchange of hosts by Ecological fitting is a driver of diversity in the family. For this, the historical patterns of host-parasite relationship and their geographical distribution were reconstructed using the hypothesis derived from the Bayesian analysis of 54 species of Ergasilidae presented in chapter 1; and the host families and geographic distribution of the species included were mapped in the Ergasilidae phylogeny using the Liebermann algorithm. It was observed that expansion and isolation events were most often associated with incorporation (expansion) or immediate exchange of hosts (isolation). Finally, the third chapter aimed to describe, illustrate and propose new taxa that were found during the development of the work as a whole. Despite the possible limitations associated with sample density in this study, it is clear that the pattern of Ergasilidae diversification is more dynamic than that which would be putatively proposed by the school of maximum co-speciation. The diversification of the Ergasilidae seems to have proceeded by taking advantage of the opportunities of colonization and dispersion conferred by their hosts than by a passive process of diversification.

Key-words: Ergasilidae, taxonomy, phylogeny



## LISTA DE FIGURAS

### Introdução Geral

<b>Fig. 1:</b> Acumulativo de espécies descritas ao longo do tempo .....	22
<b>Fig. 2:</b> Número de ergasilídeos por ordem de hospedeiros .....	23
<b>Fig. 3:</b> Número de ergasilídeos por famílias de hospedeiros .....	24
<b>Fig. 4:</b> Número de espécies de Ergasilidae descritas por autor .....	25
<b>Fig. 5:</b> Número de espécies de Ergasilidae descritas por ano .....	25

### Capítulo I.

<b>Fig. 1:</b> Distribuição geográfica dos parasitos amostrados no presente estudo .....	37
<b>Fig. 2:</b> Análise morfológica de Parcimônia de 50 táxons de Ergasilidae mostrando suporte de Bootstrap acima dos ramos e mudança de caracteres com seus devidos estados abaixo dos ramos. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises.....	49
<b>Fig. 3:</b> Resultado das análises de Parcimônia de 37 táxons de Ergasilidae para fragmento do 18S e de 24 táxons para 28S. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises .....	50
<b>Fig. 4:</b> Resultado das análises de Verossimilhança de 37 táxons de Ergasilidae para 18S e 24 táxons para 28S. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises. ....	51
<b>Fig. 5:</b> Resultado das análises de Bayesiana de 37 táxons de Ergasilidae para 18S e 24 táxons para 28S. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises .....	52
<b>Fig. 6:</b> Resultado das análises de Parcimônia, Verossimilhança e Bayesiana de 22 táxons de Ergasilidae para dados de 18s e 28s concatenados. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises.....	53
<b>Fig. 7:</b> Resultado das análises de Bayesiana e Verossimilhança de 39 táxons de Ergasilidae para dados de 18s, 28s e caracteres morfológicos concatenados. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises. ....	54
<b>Fig. 8:</b> Resultado das análises de Verossimilhança de 54 táxons de Ergasilidae para dados de 18s, 28s e caracteres morfológicos concatenados. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises.....	55
<b>Fig. 9:</b> Resultado das análises de Bayesiana de 54 táxons de Ergasilidae para dados de 18s, 28s e caracteres morfológicos concatenados – nessa análise todos os gêneros foram incluídos, mesmo quando nenhum dado molecular está disponível. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises.....	56
<b>Fig. 10:</b> <i>Abergasilus amplexus</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4. Fonte: Hewitt, 1978 .....	58
<b>Fig. 11:</b> <i>Acusicola brasiliensis</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4 .....	59
<b>Fig. 12:</b> <i>Amplexibranchius bryconis</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão ventral; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4 .....	61
<b>Fig. 13:</b> <i>Brasergasilus</i> sp. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão ventral; (B) antena; (C) perna 1 .....	62

<b>Fig.14:</b> <i>Derموergasilus semiamplectens</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) ramo caudal; (C) antena; (D) perna 5; (E) perna 1; (F) perna 4. Fonte: El-Rhasidy & Boxshall, 2001.....	64
<b>Fig. 15:</b> <i>Ergasilus ecuadorensis</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4. Fonte: El-Rhasidy & Boxshall, 2002. ....	69
<b>Fig. 16:</b> <i>Gamidactylus piranhus</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) retroestilete (D) perna 1; (E) perna 4. ....	71
<b>Fig. 17:</b> <i>Gamispatulus schizodontis</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) espinho rostral; (D) retroestilete; (E) perna 4. ....	72
<b>Fig. 18:</b> <i>Gamispinus diabolicus</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal; (B) antena (C) perna 4; (D) retroestilete. ....	73
<b>Fig. 19:</b> <i>Gauchergasilus euripedesi</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. Fonte: Montu & Boxshall, 2001 .....	74
<b>Fig. 20:</b> Gen. n. 1. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1. ....	72
<b>Fig. 21:</b> Gen. n. 2. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4; (E) retroestilete.....	76
<b>Fig. 22:</b> Gen. n. 3 <i>bryconis</i> n. comb. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4. ....	78
<b>Fig. 23:</b> <i>Majalincola buthi</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4. Fonte: Tang & Kalman, 2008 .....	79
<b>Fig. 24:</b> <i>Miracetyma kawa</i> . Fêmea adulta: (A) visão ventral; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4 .....	80
<b>Fig. 25:</b> <i>Mugilicola bulbosus</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão ventral; (B) antena; (C) perna 1 Fonte: El-Rashidy & Boxshall, 2001 .....	81
<b>Fig. 26:</b> <i>Neoergasilus japonicus</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) espinho rostral; (D) perna 1 .....	83
<b>Fig. 27:</b> <i>Nipergasulus parabola</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal, (B) Perna 1, (C) perna 5, (D) perna 4, (E) antena. Fonte: El-Rhasidy & Boxshall, 2000 .....	84
<b>Fig. 28:</b> <i>Paeonodes subviridis</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão lateral, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. Fonte El-Rhashidy & Boxshal, 2001 .....	86
<b>Fig. 29:</b> <i>Paraergasilus rylovi</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. Fonte: Chernysheva & Purasjoki, 1991 .....	88
<b>Fig. 30:</b> <i>Pindapixara tarira</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. ....	89
<b>Fig. 31:</b> <i>Prehendorastrus bidentatus</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) perna 1, (C) perna 4, (D) antena. Fonte: Boeger & Thatcher, 1990 .....	90
<b>Fig. 32:</b> <i>Pseudergasilus coniformis</i> (Kim & Choi, 2003) comb. nov. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta (A) visão dorsal; (B) antena; (C) urossomo; (D) perna 1; (E) perna 4. Fonte: Kim & Choi, 2003. ....	92

<b>Fig. 33:</b> <i>Pseudovaigamus spinicephalus</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) espinho rostral, (C) antena, (D) retrestilete, (E) perna 1, (F) perna 4. ....	93
<b>Fig. 34:</b> <i>Rhinergasilus piranhus</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1. Fonte: Boeger & Thatcher, 1988 .....	94
<b>Fig. 35:</b> <i>Sinergasilus undulatus</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 4. Fonte: Kim & Choi, 2003. ....	95
<b>Fig. 36:</b> <i>Teredophilus renicola</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão ventral, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. Fonte: Rancurel, 1954 .....	96
<b>Fig. 37:</b> <i>Therodamas elongatus</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão lateral, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. ....	98
<b>Fig. 38:</b> <i>Thersitina kasaharai</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. Fonte: Do, 1981. ....	99
<b>Fig. 39:</b> <i>Tiddergasilus iheringi</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. ....	100
<b>Fig. 40:</b> <i>Urogasilus brasiliensis</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1. Fonte: Rosim, Boxshall & Ceccarelli, 2013. ....	101
<b>Fig. 41:</b> <i>Vaigamus retrobarbatus</i> . Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) perna 1; (C) perna 4; (D) retroestilete. ....	103
<b>Fig. 42:</b> variações de retroestiletes e fusão de cefalotórax e primeiro segmento .....	111
<b>Fig. 43:</b> formatos de cefalotórax .....	112
<b>Fig. 44:</b> formatos de antena .....	112
<b>Fig. 45:</b> formatos e números de garras .....	113
<b>Fig. 46:</b> variações de ornamentações, formato e número de segmentos da perna 1; variações na ornamentação de espinhos na perna 2. ....	114
<b>Fig. 47:</b> Urossomos e setas .....	114
<b>Fig. 48:</b> variação no tamanho de sensillum na antena. ....	115
<b>Fig. 49:</b> peças bucais com e sem elementos setais .....	115
<b>Fig. 50:</b> Cladograma realizados por El-Rhasidhy (1999).....	117
<b>Fig. 51:</b> Cladograma realizados por Amado et al. (1995).....	117
<b>Fig. 52:</b> Cladograma realizado neste estudo baseado em caracteres morfológicos.....	118

## Capítulo II

**Fig. 1:** Otimização, conforme o algoritmo de Lieberman (2000), de hospedeiros sobre a filogenia Bayesiana de 54 táxons de Ergasilidae (Marques, Cap. 1). Nós resultantes de isolamento são indicados com círculos brancos, expansão são indicados com círculos pretos e troca de hospedeiros com círculos pretos com cruz. As cores dos quadrados referem-se às mesmas cores indicadas no cladograma de hospedeiros (inferior). A filogenia dos hospedeiros foi modificada de Betancur et al. (2017).....

**Fig. 2:** Otimização, conforme o algoritmo de Lieberman (2000), de hospedeiros sobre a filogenia Bayesiana de 26 táxons de Ergasilidae (Marques, Cap. 1). Nós

resultantes de isolamento são indicados com círculos brancos, expansão são indicados com círculos pretos e troca de hospedeiros com círculos pretos com cruz. As cores dos quadrados referem-se às mesmas cores indicadas no cladograma de hospedeiros (esquerda). A filogenia dos hospedeiros foi modificada de Oliveira et al. (2011)..... 135

### Capítulo III:

*Ergasilus turkayi* n. sp. (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae): a gill parasite of *Serrasalmus hollandi* Jégu, 2003 (Characiformes, Serrasalminidae) from the Paragua River, Bolivia.

**Fig. 1:** *Ergasilus turkayi* n. sp., adult female, egg sac. A, Dorsal view; B, antenna; C, abdomen and caudal rami; D, antennule, setae pointing to aesthetascs; E, interpodal plates; F, mouthparts; G, leg 1; H, leg 2; I, leg 4. Scale bars: A, 150  $\mu$ m; B, C, F–I, 50  $\mu$ m; D, E, 25  $\mu$ m ..... 155

**Fig. 2:** Scanning electron microscopy of *Ergasilus turkayi* n. sp., adult female. A, Dorsal view, seta pointing the U-shaped dorsal pseudoperculum in the anal somite; B, closer dorsal view of the pseudoperculum; C, multiple small sensilla distributed along the entire body. Scale bars: A, 200  $\mu$ m; B, 20  $\mu$ m; C, 5  $\mu$ m ..... 156

Proposal of *Tiddergasilus* gen. n. (Ergasilidae, Cyclopoida) for *T. iheringi* Tidd, 1942 comb. n. from the gills of *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae, Characiformes) from Brazil

**Fig. 1-10:** *Tiddergasilus iheringi* adult female. (1) dorsal view; (2) egg sac; (3) antennule; (4) abdomen, caudal ramus; (5) mouth parts; (6) antenna; (7) leg 1; (8) leg 2; (9) leg 3; (10) leg 4. Figs 1 and 2 are in the same scale (vertical 250  $\mu$ m); Figs 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, and 10 are in the same scale (50  $\mu$ m)..... 165

**Fig. 11-12:** (11) Morphological phylogeny of 15 genera of Ergasilidae showing Bremer support values and character changes supporting each node. Bremer support values are indicated in gray numerals; characters that indicate a homoplasy or reversal events are indicated. (12) Morphological phylogeny of 15 genera of Ergasilidae without the Character 3, showing Bremer support values and character changes supporting each node. Bremer support values are indicated in gray numerals; characters that indicate a homoplasy or reversal events are indicated ..... 166

A new species of *Derموergasilus* (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae), from the Democratic Republic of the Congo

**Fig. 6:** *Derموergasilus* sp. (a) dorsal view; (b) antenna; (c) antennule; (d) leg 5; (e) mouth parts; (f) urosome; (g) leg 1; (h) legs 2-3; (i) leg 4 ..... 172



Gen. n. 1 (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae) from the gills of *Pseudoplatystoma* spp., with a molecular and morphological phylogenetic analysis

**Fig. 1:** Molecular phylogeny by Bayesian analysis based on 18s rDNA of 17 species of Ergasilidae, plus two out groups. Numbers represent posterior probability values

.....180

**Fig. 2 (a-h):** Gen. n. sp. 1 adult female. (a) dorsal view with egg sac; (b) leg 1; (c) leg 2; (d) leg 3; (e) antenna; (f) abdomen, caudal ramus; (g) antennule; (h) mouth parts. Figs b, c and d are in the same scale (vertical 100 µm); Figs e, f are on the same scale (vertical 100 µm).....184

**Fig. 3 (a-g):** Gen. n. sp. 2. Adult female. (a) leg 1; (b) leg 2; (c) leg III; (d) antenna; (e) abdomen, caudal ramus; (f) leg 5; (g) antennule. Figs f, g are on the same scale (horizontal 100 µm).....187

A new genus of Ergasilidae (Copepoda: Cyclopoida) from nasal fossae of *Pimelodus maculatus* Lacepède, 1803

**Fig. 1:** Gen. n. 2 Adult female: (A) dorsal view; (B) egg sac; (C) antenna; (D) antennule; (E) rostral spine; (F) retrostyle; (G) urosoma; (H) leg 1; (I) legs 2-3; (J) leg 4

.....195

## LISTA DE TABELAS

### Introdução Geral

Tabela 1: relação de gêneros e espécies descritas em Ergasilidae .....	18
--	----

### Capítulo I

<b>Tabela 1:</b> Caracteres e estados usados na chave e análises dos gêneros de Ergasilidae. Números entre parênteses indicam o score.....	38
<b>Tabela 2:</b> Lista de marcadores com suas respectivas sequências e temperaturas de anelamento utilizados nas amplificações de cada gene testados neste estudo .....	39
<b>Tabela 3:</b> Lista de espécies com fragmentos 18S rDNA sequenciados e retiradas do GenBank, com seus respectivos hospedeiros e local de coleta .....	41
<b>Tabela 4:</b> Lista de espécies com fragmentos 28S rDNA sequenciados neste estudo e retiradas do GenBank, com seus respectivos hospedeiros e local de coleta .....	43
<b>Tabela 5:</b> Espécies de <i>Acusicola</i> e seus hospedeiros .....	59
<b>Tabela 6:</b> Espécies de <i>Brasergasilus</i> e seus hospedeiros .....	62
<b>Tabela 7:</b> Espécies de <i>Dermoergasilus</i> e seus hospedeiros .....	63
<b>Tabela 8:</b> Espécies de <i>Ergasilus</i> e seus hospedeiros .....	65
<b>Tabela 9:</b> Espécies de <i>Gamidactylus</i> e seus hospedeiros .....	70
<b>Tabela 10:</b> Espécies de Gen. n. 3 e seus hospedeiros .....	77
<b>Tabela 11:</b> Espécies de <i>Miracetyma</i> e seus hospedeiros .....	80
<b>Tabela 12:</b> Espécies de <i>Mugilicola</i> e seus hospedeiros .....	81
<b>Tabela 13:</b> Espécies de <i>Neoergasilus</i> e seus hospedeiros .....	82
<b>Tabela 14:</b> Espécies de <i>Paeonodes</i> e seus hospedeiros .....	85
<b>Tabela 15:</b> Espécies de <i>Paraergasilus</i> e seus hospedeiros .....	87
<b>Tabela 16:</b> Espécies de <i>Pseudergasilus</i> e seus hospedeiros .....	91
<b>Tabela 17:</b> Espécies de <i>Sinergasilus</i> e seus hospedeiros .....	95
<b>Tabela 18:</b> Espécies de <i>Therodamas</i> e seus hospedeiros .....	97
<b>Tabela 19:</b> Espécies de <i>Thersitina</i> e seus hospedeiros .....	99

### Capítulo III:

*Ergasilus turkayi* n. sp. (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae): a gill parasite of *Serrasalmus hollandi* Jégu, 2003 (Characiformes, Serrasalminidae) from the Paragua River, Bolivia.

<b>Table 1:</b> <i>Ergasilus turkayi</i> n. sp., armature of legs (setae, Arabic numerals; spines, Roman numerals) .....	153
--	-----

Proposal of *Tiddergasilus* gen. n. (Ergasilidae, Cyclopoida) for *T. iheringi* Tidd, 1942 comb. n. from the gills of *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae, Characiformes) from Brazil

<b>Table 1:</b> Morphological characters used in the analysis of the genera of the Ergasilidae in the Neotropical Region; the number in parentheses indicates the code of each state.....	159
<b>Table 2:</b> Character matrix for 16 morphological characters used in the analysis of the genera of the Ergasilidae in Neotropical Region.....	160
<b>Table 3:</b> <i>Tiddergasilus iheringi</i> armature of legs (setae, Arabic numerals; spines, Roman numerals) .....	162

A new species of *Dermoergasilus* (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae), from the Democratic Republic of the Congo

<b>Table I:</b> <i>Dermoergasilus</i> sp. armature of legs (setae, Arabic numerals; spines, Roman numerals). .....	170
--	-----

Gen. n. 1 (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae) from the gills of *Pseudoplatystoma* spp., with a molecular and morphological phylogenetic analysis

<b>Table I:</b> Markers with their sequences and annealing temperatures (T) used in the amplification of DNA from parasites to 18s gene .....	175
<b>Table II:</b> Homologous series and characters states used in the Bayesian Inference analysis of selected genera of Ergasilidae. Number in parentheses indicate the coding of character states .....	176
<b>Table III:</b> Homologous series and characters states used in the Bayesian Inference analysis of selected genera of Ergasilidae. Number in parentheses indicate the coding of character states .....	177
<b>Table IV:</b> Character matrix for morphological characters of 19 species of Ergasilidae used in the phylogenetic analysis. Character numbers refer to those presented in Table III .....	178
<b>Table V:</b> Spines and setal formula of the legs of Gen. n. sp. 1.....	182
<b>Table VI:</b> Spines and setal formula of the legs of Gen. n. sp. 2.....	185

A new genus of Ergasilidae (Copepoda: Cyclopoida) from nasal fossae of *Pimelodus maculatus* Lacepède, 1803

<b>Table 1:</b> Gen. n. armature of legs (setae, Arabic numerals; spines, Roman numerals).....	192
--	-----

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL .....	15
REFERÊNCIAS .....	27
 <b>Capítulo I:</b> Filogenia e Revisão de Ergasilidae .....	31
Resumo.....	32
Introdução.....	34
Material e Métodos .....	36
Resultados.....	45
Análise Filogenética .....	46
Classificação e Diagnose .....	56
Chaves de Identificação .....	103
Discussão .....	115
Referências.....	119
 <b>Capítulo II:</b> Troca de Hospedeiros e dispersão Espacial de Ergasilidae (Copepoda, Cyclopoida), Explica a Distribuição Geográfica em seus Hospedeiros .....	123
Resumo.....	124
Introdução.....	126
Material e Métodos .....	129
Resultados.....	131
Discussão .....	136
Referências.....	142
 <b>Capítulo III:</b> Descrição de Novos Táxons .....	148
Introdução.....	149
<i>Ergasilus turkayi</i> n. sp. (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae): a gill parasite of <i>Serrasalmus hollandi</i> Jégu, 2003 (Characiformes, Serrasalminidae) from the Paragua River, Bolivia.....	150
Proposal of <i>Tiddergasilus</i> gen. n. (Ergasilidae, Cyclopoida) for <i>T. iheringi</i> Tidd, 1942 comb. n. from the gills of <i>Hoplias malabaricus</i> (Erythrinidae, Characiformes) from Brazil. ....	158
A new species of <i>Dermoergasilus</i> (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae), from the Democratic Republic of the Congo .....	168
Gen. n. 1 (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae) from the gills of <i>Pseudoplatystoma</i> spp., with a molecular and morphological phylogenetic analysis .....	173
A new genus of Ergasilidae (Copepoda: Cyclopoida) from nasal fossae of <i>Pimelodus maculatus</i> Lacepède, 1803. ....	191
 <b>Referências</b> .....	196
 <b>Anexo I</b> .....	209
<b>Anexo II</b> .....	215



## Introdução Geral

De acordo com Piasecki et al. (2004), copépodes são de extrema importância ecológica nos sistemas aquáticos de água doce. Machos e juvenis têm hábito de vida livre e são constituintes do zooplâncton servindo de alimento para diversas famílias de peixes e outros animais, principalmente em seus estágios iniciais de vida. Muitos são parasitos, com espécies de diversas famílias e ordens que adotaram o hábito parasitário de vida, fixando-se na pele, narinas e brânquias de peixes, moluscos, ascídias e diversos outros grupos de hospedeiros, frequentemente causando intensas lesões e mortandade. Copépodes podem servir de hospedeiros intermediários de parasitos em peixes – por exemplo, nematóides, cestóides e acantocéfalos sendo que, alguns desses grupos apresentam potencial zoonótico (ex. *Anisakis* sp.).

Cyclopoida é uma das ordens de copépodes com o maior número de espécies. Dentre suas 46 famílias, está Ergasilidae. A família é caracterizada por espécies que apresentam a segunda antena modificada em órgão preênsil, a qual é utilizada para se fixar sobre seu hospedeiro (Boxshall & Defaye, 2008). Atualmente Ergasilidae é composta por 28 gêneros válidos (Rosim et al., 2013), dos quais 18 gêneros apresentam espécies na Região Neotropical, sendo a maioria deles endêmicos da região: *Acusicola*, *Amplexibranchius*, *Brasergasilus*, *Ergasilus*, *Gamidactylus*, *Gamispatus*, *Gamispinus*, *Gauchergasilus*, *Miracetyma*, *Pindapixara*, *Prehendorastrus*, *Pseudovaigamus*, *Rhinergasilus*, *Tiddergasilus*, *Therodamas*, *Urogasilus*, *Vaigamus*.

Ergasilidae é um excelente grupo para estudos de modelos de processos coevolutivos e para testar ideias derivadas de um novo paradigma sobre a evolução de associações biológicas, o Paradigma de Estocolmo (Hoberg & Brooks, 2015). Coevolução é um termo abrangente que descreve processos micro (co-acomodação) e macroevolutivos (coespeciação) as quais definem a extensão e o contexto das associações entre hospedeiros e seus parasitos (Brooks & McLennan, 2002). Historicamente, coespeciação era considerada como modelo nulo durante procedimentos de reconstrução de história das associações. Predominava a ideia de coespeciação maximizada, na qual a

especialização representava um “beco sem saída” evolutivo, no qual o parasito se torna tão altamente especializado ao seu hospedeiro que a aquisição de novos hospedeiros por processos não vicariantes (ex. troca de hospedeiros) exigiriam uma grande mudança genética (Agosta & Brooks, 2010).

Todavia, a distribuição do sistema hospedeiro-parasito não é necessariamente resultante apenas de eventos de coespeciação, podendo ser resultado de outros processos adaptativos e não adaptativos. Estudos de coevolução demonstraram que a coespeciação pode não ser mais comum do que previamente esperado e diretamente associada à alta diversificação de espécies. Há um padrão que tem sido recuperado com grande prevalência em estudos macroevolutivos de associação histórica denominado atualmente como troca de hospedeiros (host switch) que parece estar diretamente vinculado ao conceito de *Ecological Fitting* (Janzen, 1985).

*Ecological fitting* é o processo que permite aos organismos colonizar e persistir em um novo ambiente e novos recursos (ou formando novas associações) com outras espécies utilizando características que já possuíam (Agosta et al., 2010). Em outras palavras, o estabelecimento com sucesso da espécie em um novo ambiente, ou recurso, requer que a espécie seja “pre-adaptada” ao novo recurso (Agosta & Klemens, 2008) devido a dois motivos: o novo recurso compartilha importantes características com o atual recurso; ou já deve ter sido utilizado no passado (Brooks & Hoberg, 2013). Essa visão é contraposta a ideia de que parasitos, acredita o paradigma predominante sobre a ecologia e evolução de associações, são especializados para sobreviver em uma espécie de hospedeiro (Poulin & Morand, 2000).

A grande diversidade de espécies torna o parasitismo um dos modos de vida de maior sucesso e um interessante modelo para estudos de processos de especiação (Baulechner et al., 2013). Apesar de trocas de hospedeiros parecer ser um processo comum para espécies ectoparasitos, de ciclo vital direto, existem diferenças fundamentais nos padrões de relacionamento histórico entre parasitos e hospedeiros conforme o grupo taxonômico dos associados. Para Monogenoidea Neotropical, por exemplo, parecem existir limites para os eventos de trocas de hospedeiros (Braga, Razzolini & Boeger, 2014). Gêneros desse

grupo de parasitos parecem, na sua enorme maioria, estar limitados em distribuição de espécies de um mesmo grupo monofilético de hospedeiros. Marques (2014), todavia, sugere que a barreira filogenética observada para Monogenoidea, aparentemente inexistente para *Ergasilus*. A filogenia de espécies Neotropicais de *Ergasilus* mostra que existe pouca congruência entre clados de parasitos e de hospedeiros, com forte evidência de eventos e troca de hospedeiros entre linhagens hospedeiras distantes, tais como elasmobrânquios, siluriformes e caraciformes, representando assim, “grandes saltos” para o parasito. Esse padrão de predominância de troca de hospedeiros observado em Marques (2014) reflete o Paradoxo do Parasitismo (parasite paradox) descrito por Brooks e McLennan (2002) e Agosta et al. (2010). Em outras palavras, se a diversidade do parasito é consequência da diversidade de hospedeiros devido à coespeciação, o que explicaria a grande diversidade de fauna parasitária observada?

#### DELIMITAÇÃO E MORFOLOGIA DE ERGASILIDAE

Ergasilidae possui uma diversidade morfológica muito grande, sendo difícil defini-la em poucas características. A diagnose da família baseia-se na presença de uma antena preênsil e pela perda dos maxilípedes em fêmeas adultas (Boxshall & Halsey, 2004). Em espécies de Ergasilidae podemos encontrar: (1) representantes sem pescoço (ex. *Ergasilus*, *Acusicola*, *Brasergasilus*, dentre outros), assim como alguns com pescoço pré ou pós oral (ex. *Mugilicola*, *Paeonodes*, *Therodamas*); (2) retroestiletos (simples ou duplos) (ex. espécies de *Gamidactylus*, *Gamispinus*, *Gamispatulus*), ausentes na maioria das espécies da família; (3) morfologia das segundas antenas bastante variável, podendo ser preênsil ou quelada (ex. *Prehendorastrus*, *Abergasilus*); apresentar uma, duas ou até mesmo três garras (ex. espécies de *Gamispatulus*, *Paraergasilus*); ser altamente ornamentada (ex. espécie de *Gamispinus*), ou apresentar uma garra simples (4) a perna 4 pode ser birreme, reduzida ou completamente ausente (ex. *Brasergasilus*). Desta forma, fica mais claro perceber a dificuldade em se diagnosticar determinados gêneros e espécies, especialmente de *Ergasilus*, uma vez que esse gênero possui uma variação morfológica muitas vezes grande mesmo em uma única estrutura. A seguir, é apresentado um breve resumo da

história e classificação da família, bem como os problemas enfrentados pelos taxonomistas.

## ASPECTOS HISTÓRICOS

von Nordmann (1832) propôs *Ergasilus* e *Bomolochus* e reconheceu a proximidade destes dois gêneros sem, todavia, propor nenhum táxon supragenérico para agrupá-los (Wilson, 1911). Mais tarde, Burmeister (1835) propôs Ergasilina para incluir as espécies de *Ergasilus*, além de outros táxons, como *Bomolochus* von Nordmann, 1832, *Lamproglema* von Nordmann, 1832, *Nicothoe* Audouin & Edwards, 1826, *Anthossoma* Leach, 1816, *Dichelestium* Hermann, 1804 e *Nemesis* Risso, 1826. Desta forma, a diagnose original da família reflete a inclusão de todas as espécies desses gêneros. O nome moderno da família, Ergasilidae, foi primeiramente utilizada por Baird em 1850 e Dana em 1853 (El-Rashidy, 1999). Wilson (1911) subdividiu a família em três subfamílias: Ergasilinae, Bomolochinae e Taeniacanthinae, baseando-se na morfologia das antenas e maxilípedes. Pouco depois, Sar (1918) sugeriu a remoção de *Bomolochus* de Ergasilidae, a qual ficou composta por apenas três gêneros: *Ergasilus*, *Ergasiloides* Sars e *Thersitina* (*Thersites* Pagenstecher). Subsequentemente, Yamaguti (1936), propôs *Pseudergasilus*, composto por espécies caracterizadas pela fusão dos somitos e a redução da perna 5. *Ergasiloides* foi considerado sinônimo júnior de *Ergasilus* por Fryer (1968). *Acusicola* foi proposto por Cressey (1970) para acomodar *Ergasilus tenax* Roberts, 1965 e uma nova espécie, *Acusicola cunula*. Entretanto Jhonson e Rogers (1972) e Kabata (1979) rejeitaram tal gênero. Kabata transferiu ainda as espécies para *Ergasilus*.

Na década de 80, Thatcher e Boeger (1983) dividiram a família em duas subfamílias: Ergasilinae e Abergasilinae. Ergasilinae era composta pelos gêneros cujos representantes possuíam quatro pares de pernas natatórias; enquanto Abergasilinae incluía os representantes de três pares de pernas natatórias (*Abergasilus* Hewitt, 1978 e *Brasergasilus* Thatcher & Boeger, 1983). Ainda no mesmo ano, Thatcher e Boeger (1983) propuseram mais duas espécies de *Acusicola* e um ano depois Thatcher (1984) redefiniu o gênero e propôs



Acusicolinae para ergasilídeos que continham a antenula com 5 segmentos e trava na antena, a qual a garra oposta se encaixa. Thatcher e Paredes (1985) incluíram seu novo gênero *Amplexibranchius* à Acusicolinae. Subsequentemente, Boeger e Thatcher (1988) descreveram *Rhinergasilus*, o qual também não possui a perna 4 bem desenvolvida, desta forma, foi alocada à Abergasilinae.

Therodamasidae Tripathi, 1960, com membros que continham pescoço longo (*Therodamas*), foi alocada à Ergasilidae por Boxshall (1986), aceitando a sugestão de Cressey (1972) de que esta família deveria ser tratada como uma subfamília (Therodamasinae) de Ergasilidae por possuir os apêndices típicos aos ergasilídeos. Paralelamente, Thatcher (1986) propôs uma nova família e espécie, Amazonicopeidae para *Amazonicopeus elongatus*. Mais tarde, *Amazonicopeus* foi considerado sinônimo de *Therodamas* por Abdelhalim et al. (1993) e Amado (1992). Um ano mais tarde, Thatcher e Robertson (1984) propuseram Vaigamidae, a qual possui como gênero tipo *Vaigamus*, que contem espécies parasitas de fossas nasais de peixes e retroestiletos. Novas espécies e gêneros foram propostos e alocados à Vaigamidae (ex. *Gamispatulus* Thatcher & Boeger, 1984, *Gamispinus* Thatcher & Boeger, 1984 e *Gamidactylus* Thatcher & Boeger, 1984). Amado et al. (1995) realizou uma das primeiras análises filogenéticas de Ergasilidae, baseando-se em caracteres morfológicos. No mesmo trabalho os autores propuseram a inclusão de Vaigamidae à Ergasilidae. Vaigamidae passou a representar um sinônimo júnior de Ergasilidae.

Kim e Choi (2003) ao descreverem uma nova espécie, *Ergasilus coniformes*, relataram a semelhança desta com *Pseudergasilus*. Entretanto, questionaram a validade do mesmo devido à perna 5 representada por uma seta não ser característica única do gênero estando presente principalmente em *Ergasilus*, e à fusão dos somitos estar presentes em diferentes estágios do desenvolvimento. Assim, Boxshall e Halsey (2004) consideraram *Pseudergasilus* sinônimo de *Ergasilus*, embora algumas de suas espécies tenham sido realocadas à *Sinergasilus*. Entretanto os autores não consideraram que a má segmentação está presente na fêmea ovada, ou seja, adulta, e a perna 5 reduzida também não ser exclusiva de *Ergasilus*, estando presente em outros gêneros como *Gauchergasilus*, *Gamispinus*, *Brasergasilus*, entre outros.

Atualmente, nenhuma das quatro subfamílias propostas anteriormente (Ergasilinae, Therodamasinae, Acusicolinae e Abergasilinae) são reconhecidas. A classificação taxonômica atual de Ergasilidae basea-se em Boxshall e Halsey (2004) e encontra-se da seguinte maneira:

Filo: Arthropoda  
 Classe: Hexanauplia  
 Subclasse: Copepoda  
 Ordem: Cyclopoida  
 Subordem: Poecilostomatoida  
 Família: Ergasilidae

Os gêneros e espécies atualmente incluídos na família estão listados na tabela 1.

Tabela 1: relação de gêneros e espécies descritas em Ergasilidae.

Gênero	Número de espécies
<i>Abergasilus</i> Hewitt, 1978	1
<i>Acusicola</i> Cressey, 1970	14
<i>Amplexibranchius</i> Thatcher & Paredes, 1985	1
<i>Anklobranchius</i> Thatcher, 1999	1
<i>Brasergasilus</i> Thatcher & Boeger, 1983	6
<i>Dermoergasilus</i> Ho & Do, 1982	12
<i>Ergasilus</i> von Nordmann, 1832	157
<i>Gamidactylus</i> Thatcher & Boeger, 1984	4
<i>Gamispatulus</i> Thatcher & Boeger, 1984	1
<i>Gamispinus</i> Thatcher & Boeger, 1984	1
<i>Gauchergasilus</i> Montú & Boxshall, 2002	1
<i>Majalincola</i> Tang & Kalman, 2008	1
<i>Miracetyma</i> Malta, 1993	3
<i>Mugilicola</i> Tripathi, 1960	4
<i>Neoergasilus</i> Yin, 1956	9
<i>Nipergasilus</i> Yamaguti, 1939	2
<i>Paeonodes</i> Wilson C.B., 1944	4
<i>Paraergasilus</i> Markevich, 1937	16
<i>Pindapixara</i> Malta, 1995	1
<i>Prehendorastrus</i> Boeger & Thatcher, 1990	2
<i>Pseudovaigamus</i> Amado, Ho & Rocha, 1995	1
<i>Rhinergasilus</i> Boeger & Thatcher, 1988	1
<i>Sinergasilus</i> Yin, 1949	3
<i>Teredophilus</i> Rancurel, 1954	2
<i>Therodamas</i> Krøyer, 1863	7
<i>Tiddergasilus</i> Marques & Boeger, 2018	1
<i>Thersitina</i> Norman, 1905	3
<i>Urogasilus</i> Rosim, Boxshall & Ceccarelli, 2013	1
<i>Vaigamus</i> Thatcher & Robertson, 1984	1
Total	261

Diversos autores têm sugerido a limitação sobre a diversidade de Ergasilidae (Hoagland, 1996). Thomsom et al. (2018) apontam que taxonomistas que trabalham com grupos de grande diversidade, concentram-se em descobrir, delimitar e descrever espécies. Muitas vezes, esses cientistas não se preocupam em reorganizar as classificações dos táxons que estudam. Brooks e Hoberg (2001) enfatizam a falta de estudos sobre sistemática e biodiversidade parasitária no mundo, acarretando assim em lacunas na real diversidade de espécies de parasitos.

Por exemplo, apesar da Região Amazônica ser uma área de alta biodiversidade, Thatcher (1998) calculou que apenas uma pequena porção da fauna de ergasilídeos na Amazônia é conhecida. Tal previsão corrobora o gráfico na Figura 1, o qual representa o número acumulado de espécies descritas. Desde a primeira espécie descrita em 1832 por von Nordmann, há uma tendência de espécies descobertas. Espera-se que, caso nosso conhecimento sobre a fauna de ergasilídeos seja completo (ou quase), o gráfico se estabilize em um platô. A Fig. 1 sugere que ainda há muito a ser descoberto.

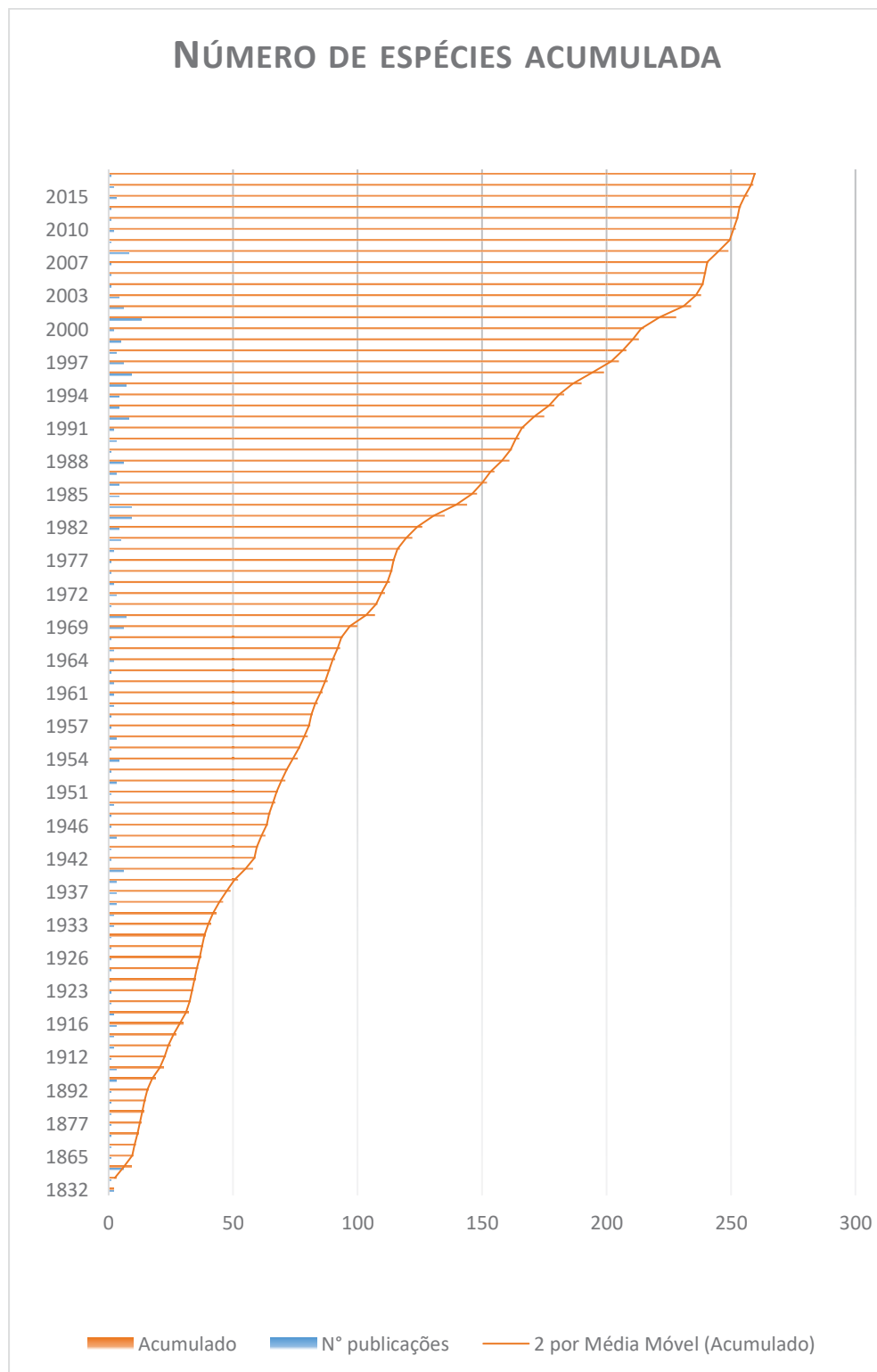


Figura 7: Acumulativo de espécies descritas ao longo do tempo

## Diversidade de hospedeiros

Dentre as ordens de hospedeiros conhecidas de Ergasilidae, Cypriniformes é a mais parasitada com 55 espécies de ergasilídeos, seguida por Perciformes com 44, Mugiliformes com 40, e Characiformes com 38 espécies de parasitos. Porém, ao analisarmos a diversidade de parasitos por família de hospedeiros, Cyprinidae aparece em primeiro lugar (com 53 espécies de parasitos) seguida por Mugilidae (com 40 espécies) e Cichlidae (com 19 espécies).

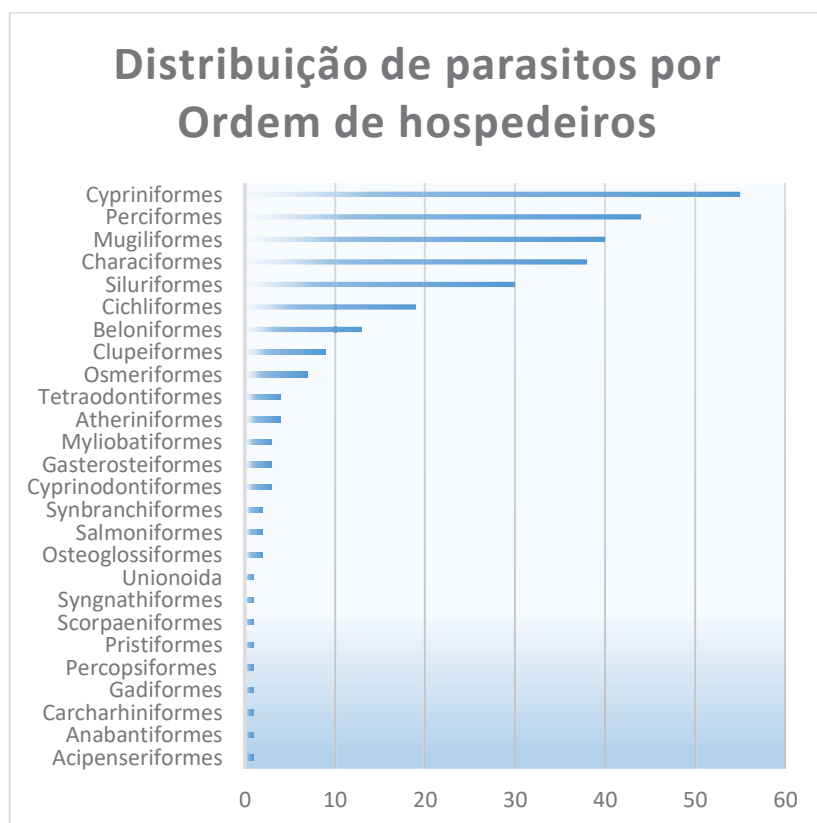


Figura 2:8 Número de ergasilídeos por ordem de hospedeiros

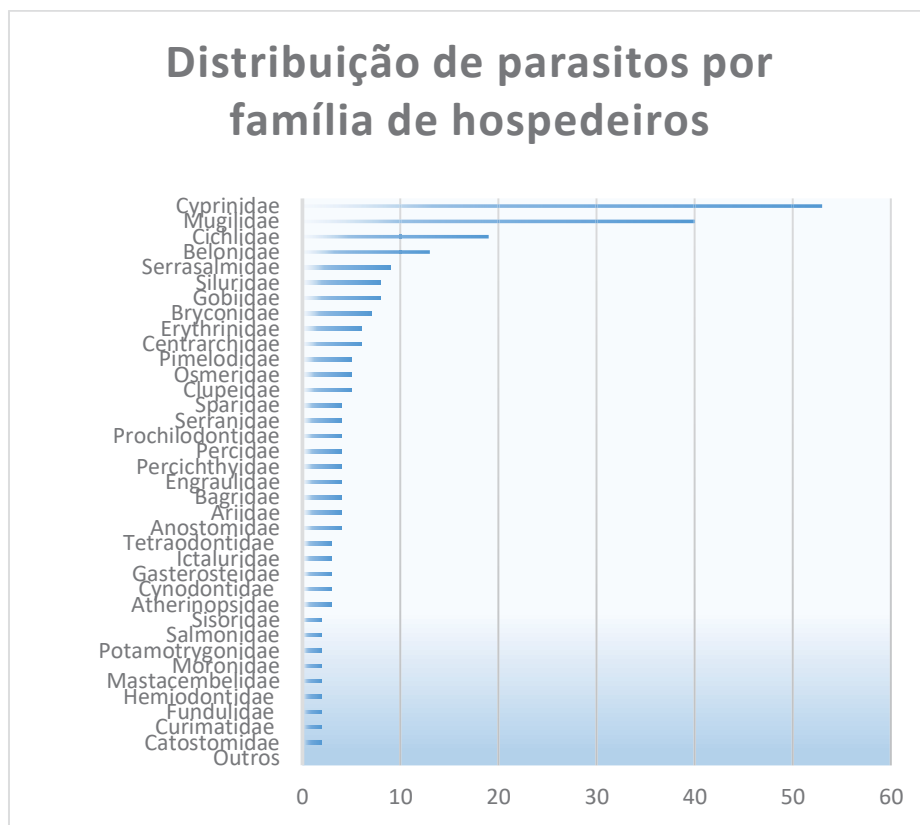


Figura 3: Número de ergasilídeos por famílias de hospedeiros

Outro ponto a se destacar é a quantidade de especialistas na família como um todo. Os autores que possuem maior número de espécies descritas são Thatcher (com 6,37% das espécies válidas), Boxshall (5,66%) e Boeger (4,48%), os demais possuem de 3 a 18 espécies descritas por autor. O mais notável é que 138 autores possuem 1 ou 2 espécies descritas, representando um total de 32,55% do total de espécies válidas. Isso ressalta a informação de que estamos passando por um processo de escassez de taxonomistas e pesquisadores em Ergasilidae. O período de maior número de espécies descritas foi da década de 80 aos anos 2000, período em que o Dr. Vernon Thatcher teve elevado número de publicações taxonômica no grupo.



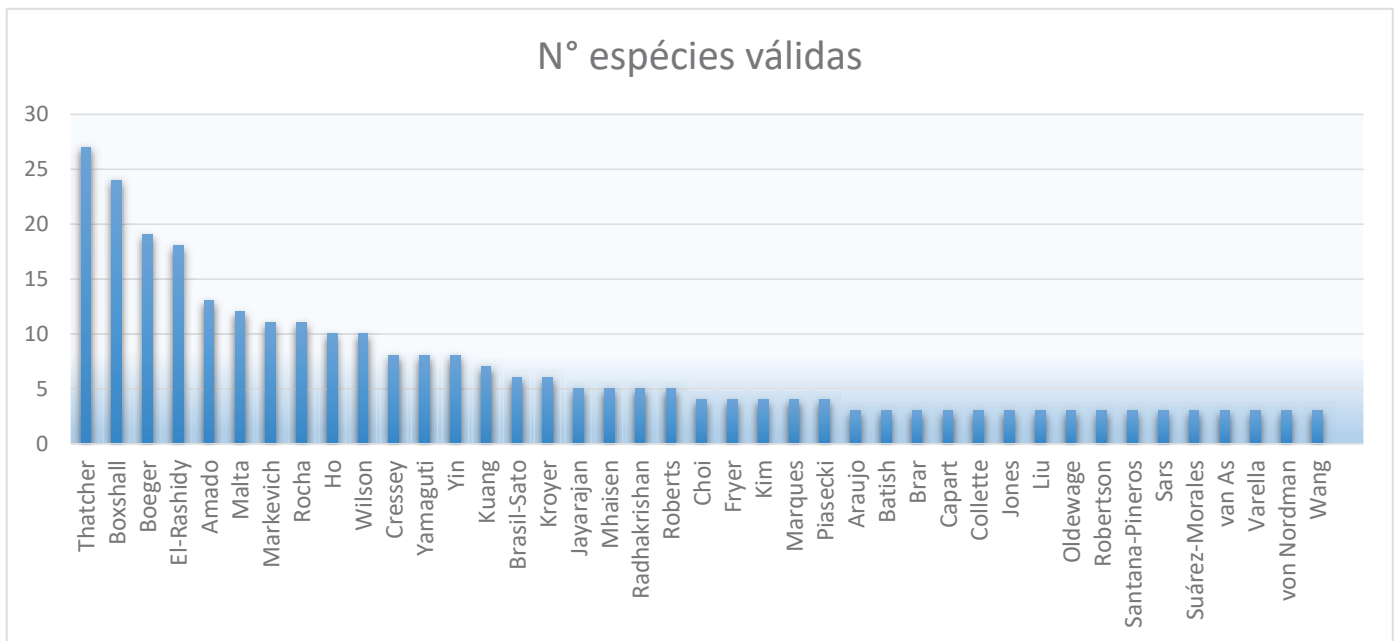


Figura 4: Número de espécies de Ergasilidae descritas por autor.

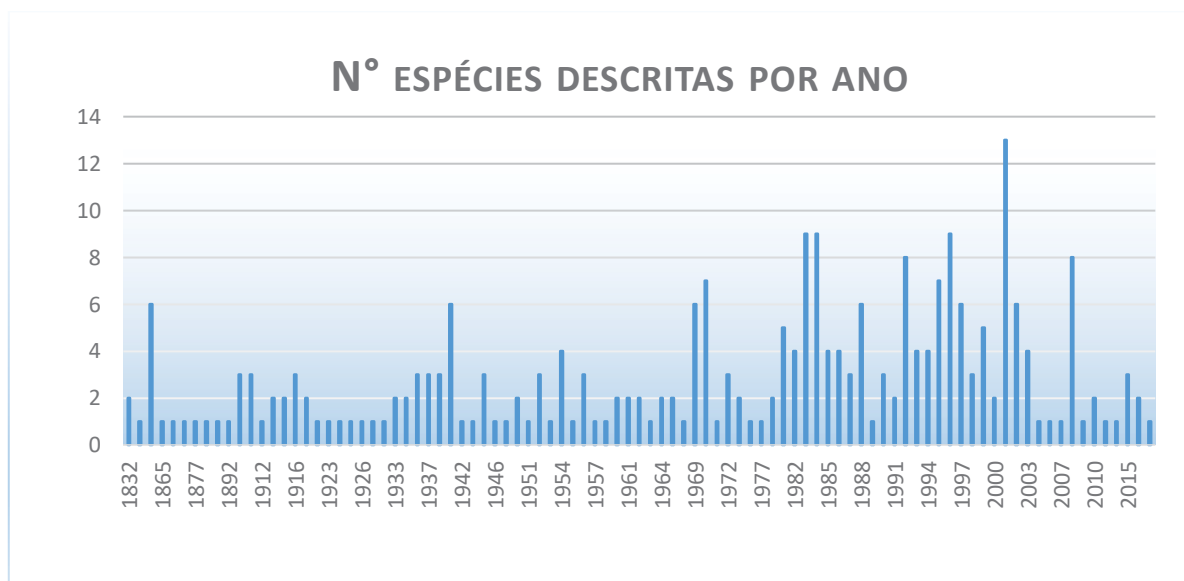


Figura 9. Número de espécies de Ergasilidae descritas por ano.

## A ORGANIZAÇÃO DA TESE

O presente estudo foi dividido em três capítulos integrados e em níveis de complexidade distintos. O primeiro capítulo, intitulado “**Filogenia e Revisão de Ergasilidae (Copepoda: Cyclopoida)**”, teve como objetivo propor uma hipótese filogenética usando uma combinação de dados morfológicos, 18S rDNA e 28S rDNA, revisar as diagnoses e composição dos gêneros considerados válidos em Ergasilidae, e apresentar uma chave dicotômica para os gêneros da família. Adicionalmente, uma chave dicotômica das espécies Neotropicais de Ergasilidae é apresentada. Neste capítulo foram utilizados dois marcadores moleculares ribossomais para propor uma hipótese filogenética para a família, para isso foram identificados e sequenciados 24 representantes de 8 gêneros de Ergasilidae, sendo um novo gênero.

O segundo capítulo intitulado “**Troca de Hospedeiros e dispersão Espacial de Ergasilidae (Copepoda, Cyclopoida), Explica a Distribuição Geográfica em seus Hospedeiros**”, teve como objetivo testar se a troca de hospedeiros por *Ecological fitting* é um driver de diversidade na família. Para tal, padrões históricos de relacionamento hospedeiro-parasito e de sua distribuição geográfica foram reconstruídos utilizando-se a hipótese derivada da análise Bayesiana de 54 espécies de Ergasilidae apresentada no capítulo 1; e as famílias de hospedeiros e a distribuição geográfica das espécies incluídas foram mapeadas na filogenia de Ergasilidae utilizando-se o algoritmo de Liebermann. Foram observados que eventos de expansão e isolamento foram na maioria das vezes associados a incorporação (expansão) ou troca imediata de hospedeiros (isolamento).

Por fim, o terceiro capítulo intitulado “**Descrição de Novos Táxons**” teve como objetivo descrever, ilustrar e propor novos táxons que foram encontrados durante o desenvolvimento do trabalho como um todo. São apresentadas uma nova espécie de *Ergasilus*; uma nova espécie de *Dermoergasilus*; a proposta de um novo gênero, *Tiddergasilus*, para alocar *T. iheringi*; e a proposta de dois novos gêneros, bem como suas espécies tipo. Este capítulo é apresentado em formato de artigos, dois deles já publicados e um submetido. Os demais estão formatados de acordo com as Revistas Científicas de interesse.

## Referências

- ABDELHALIM, A.I.; LEWIS, J.W.; BOXSHALL, G.A., 1993. The external morphology of adult female ergasilid copepods (Copepoda: Poecilostomatoida): a comparison between *Ergasilus* and *Neoergasilus*. *Systematic Parasitology*, 24, 1, 45-52.
- AGOSTA, S. J.; KLEMENS, J. A. Ecological fitting by phenotypically flexible genotypes: implications for species associations, community assembly and evolution. **Ecology Letters**, v. 11, p. 1123-1134, 2008.
- AMADO, M. A. Ergasilóideos parasitas de peixes de águas continentais Brasileiras (Copepoda: Poecilostomatoida), com uma hipótese de filogenia da família. Thesis, Universidade de São Paulo, 204 pp, 1992.
- AMADO, M. A. P.; HO, J. S.; ROCHA, C. E. F. Phylogeny and biogeography of the Ergasilidae (Copepoda, Poecilostomatoida), with reconsideration of the taxonomic status of the Vaigamidae. **Contributions to Zoology**, v. 65, n. 4, p. 233-243, 1995
- BAULECHNER, D.; BECKER, N. I.; ENCARNÇÃO, J. Host spicificity in spinturnicid mites: do parasites share a long evolutionary history with their host?. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 51, n. 3, p. 203-212, 2013.
- BOEGER, W. A.; THATCHER, V. E. *Rhinergasilus piranhus* gen. et sp. n. (Copepoda, Poecilostomatoida, Ergasilidae) from the Nasal Cavities of Piranha Caju, *Serrasalmus nattereri*, in the Central Amazon. **Proceedings of the Helminthological Society of Washington**, v. 55, n. 1, p. 87-90, 1988.
- BOXSHALL G. A.; DEFAYE, D. Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. **Hydrobiologia**, v. 595, p. 195–207, 2007.
- BOXSHALL, G. A. A new species of *Mugilicola* Tripathi (Copepoda: Poecilostomatoida) and a review of the family Therodamasidae. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales**, 108, 3, 183-186., 1986.
- BOXSHALL, G. A.; HALSEY, S. H. An Introduction to Copepod Diversity. London: The Ray Society, 2004.
- BRAGA, M. P.; RAZZOLINI, E.; BOEGER, W. A. Drivers of parasite sharing among Neotropical freshwater fishes. **Journal of Animal Ecology** v. 84, p. 487-497, 2014.
- BROOKS, D. R.; HOBERG, E. P. Parasite systematics in the 21st century: opportunities and obstacles. **TRENDS in Parasitology**, v. 17, n. 6, p. 273-275, 2001.
- BROOKS, D. R.; HOBERG, E. P. 15 The emerging infectious diseases crisis and pathogen pollution. **The balance of nature and human impact**, p. 215, 2013.

BROOKS, D. R.; MCLENNAN, D. A. The nature of diversity: an evolutionary voyage of discovery. Á Univ. 2002.

BURMEISTER, H. Beschreibung einiger neuen oder weniger bekannten Schmarotzerkrebse, nebst allgemeinen Betrachtungen über die Gruppe, welche sie angehören. **Verhandlungen der Leopoldinisch-Carolinischen Akademie der Naturforscher**, v. 17, p. 269-336, 1835.

CRESSEY, R. *Therodamas dawsoni*, a new species of parasitic copepod (Cyclopoida: Ergasilidae) from the west coast of Panama. **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v. 85, p. 265-270, 1972.

CRESSEY, R. F. Copepods and needlefishes: a study in host-parasite relationships. **Fish. Bull.**, v. 68, p. 347-432, 1970.

El-Rhasidy, H.H., 1999. Ergasilid Copepods and Grey Mullet. Thesis. (Doctoral in Zoology) – Department of Zoology, The Natural History Museum. 468

FRYER, G. The parasitic Crustacea of African freshwater fishes; their biology and distribution. **Journal of Zoology**, v. 156, n. 1, p. 45-95, 1968.

HOAGLAND, K. E. The taxonomic impediment and the convention on biodiversity. **Association of Systematics Collections Newsletter**, v.24, n. 5, p. 61-62, 1996.

JANZEN, D. H. On ecological fitting. **Oikos**, v. 45, p. 308-310, 1985.

HUYS, R. BOXSHALL, G. A. Copepod Evolution. London: The Ray Society, 468 p., 1991.

JHONSON, S. K.; ROGERS, W. A. *Ergasilus clupearum* sp. n. (Copepoda: Cyclopoida) from clupeid fishes of the Southeastern U.S. with a synopsis of the North American *Ergasilus* species with a two-jointed first endopod. **Journal of Parasitology**, v. 58, p. 385 – 392, 1972.

KABATA, Z. Parasitic copepoda of British fishes. London: Ray Society, v. 152, p. 1-468, 1979.

KIM, I. H.; CHOI, S. K. Copepod parasites (Crustacea) of freshwater fishes in Korea. **Korean Journal of Systematic Zoology**, v. 19, p. 57-93, 2003.

MARQUES, T. M. Taxonomic Revision And Morphological Phylogenetic Analysis of Known Species of *Ergasilus* (Crustacea: Poecilostomatoida, Ergasilidae) Parasites of Freshwater Neotropical Fishes. 103 p. Dissertação (Mestrado em Microbiologia, Parasitologia e Patologia) - Departamento de Microbiologia, Parasitologia e Patologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2014.

PIASECKI, W.; GOODWIN, A. E.; EIRAS, J. C.; NOWAK, B. F. Importance of Copepoda in freshwater neotropical aquaculture. **Zoological Studies**, v. 43, n. 2, p. 193-205, 2004.

POULIN, R.; MORAND, S. The diversity of parasites. **Quarterly Review of Biology**, v. 75, p. 277–293, 2000.

ROSIM, D. F.; BOXSHALL, G. A.; CECCARELLI, P. S. A novel microhabitat for parasitic copepods: A new genus of Ergasilidae (Copepoda: Cyclopoida) from the urinary bladder of a freshwater fish. **Parasitology International**, v. 662, p. 347-354, 2013.

SAR, G. O. An account of the Crustacea of Norway. Vol. VI. Copepoda Cyclopoida. Bergen Museum i-xiii, 1-225, 118 Pls, 1918.

THATCHER V. E. The parasitic crustaceans of fishes from the Brazilian Amazon, 7, *Acusicola tucunarensis*, n. sp. (Copepoda: Cyclopidea) from *Cichla ocellaris*, with an emendation of the genus and the proposal of Acusicolinae subfam. nov.<sup>1</sup> **Revista Brasileira de Biologia**, v. 44, v. 2, p.181-189, 1984.

THATCHER, V. E. The parasitic crustaceans of fishes from the Brazilian Amazon,. 1. *Amazonicopeus elongatus* gen-nov and sp-nov (Copepoda, Poecilostomatoida) with the proposal of Amazonicopeidae fam-nov and remarks on its pathogenicity. **Amazoniana-Limnologia Et Oecologia Regionalis Systemae Fluminis Amazonas**, v. 10, n. 1, p. 49-56, 1986.

THATCHER, V. E. Copepods and fishes in the Brazilian Amazon. **Journal of Marine Systems**, v. 15,n. 1-4, p. 97-112, 1998.

THATCHER, V. E.; BOEGER, W. A. The parasitic crustaceans of fishes from the Brazilian Amazon. 5. *Brasergasilus* gen. nov. (Copepoda: Cyclopidea), a "three-legged" ergasilid, with two new species and the proposal of Abergasilinae subfam. nov. **Acta Amazonica**, v. 13, n. 1, p. 195-214, 1983.

THATCHER, V. E.; BOEGER, W. A. The parasitic crustaceans of fishes from the Brazilian Amazon. X: *Acusicola pellowidis* n. sp. (Copepoda: Cyclopidea) from *Pellona castelnaeana* (Valenciennes). **Amazoniana**, v. 8, n. 2, p. 273-279, 1983.

THATCHER, V. E.; PAREDES, V. A parasitic copepod, *Amplexibranchius bryconis* gen. et sp. nov. (Ergasilidae: Acusicolinae) from a Amazonian fish and remarks on the importance of leg morphology in this subfamily. **Amazoniana**, v. 9, n. 2, p. 205-214, 1985.

THATCHER, V.E.; ROBERTSON, B.A. The parasitic crustaceans of fishes from the Brazilian Amazon. 11. Vaigamididae fam. nov. (Copepoda: Poecilostomtoidea) with males and females of *Vaigamus retrobarbatus* gen. et sp. nov. and *V. spinicephalus* sp. nov. from plankton<sup>1</sup>. **Canadian journal of zoology**, v. 62, n. 4, p. 716-729, 1984.

THOMSON, S. A.; PYLE, R. L.; AHYONG, S. T.; ALONSO-ZARAZAGA, M.; AMMIRATI, J.; ARAYA, J. F.; et al. Taxonomy based on science is necessary for global conservation. **PLoS Biol** v. 16, n. 3, e2005075. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005075>, 2018.

VON NORDMANN, A. **Mikrographische beiträge zur naturgeschichte der wirbellosen thiere**. Reimer, 1832.

WILSON, C. B. North American parasitic copepods belonging to the family Ergasilidae. **US Government Printing Office**, 1911.

YAMAGUTI, S. et al. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 14. Amphibian trematodes. **Japanese Journal of Zoology**, v. 6, n. 4, p. 551-576, 1936.



## CAPÍTULO I

### FILOGENIA E REVISÃO TAXONÔMICA DE ERGASILIDAE (COPEPODA: CYCLOPOIDA)

## Resumo

Ergasilidae é uma das maiores famílias dentre os Copepoda parasitos, sendo considerada uma das mais comuns parasitando peixes marinhos, e de água doce. Entretanto, assim como para a maioria dos animais, acredita-se que a fauna de ergasilídeos ainda seja muito pouco conhecida. A perda de especialistas em taxonomia e sistemática tem sido identificada como um dos maiores desafios em pesquisas em biodiversidade, ecologia e epidemiologia de parasitos. O presente capítulo tem como objetivo propor uma hipótese filogenética usando uma combinação de dados morfológicos, 18S rDNA e 28S rDNA, revisar as diagnoses e composição dos gêneros de Ergasilidae. Através de coletas e colaborações com outros pesquisadores foram obtidos representantes de 16 gêneros de Ergasilidae (atualmente com 29 gêneros válidos), totalizando 26 táxons. Adicionalmente, sequências de representantes de *Ergasilus*, *Sinergasilus*, *Pseudergasilus*, *Paraergasilus* e *Neoergasilus* foram obtidas de banco de dados (GenBank) e utilizadas nas análises. Afim de se obter hipóteses filogenéticas mais robustas, foram utilizados 24 caracteres morfológicos e combinados aos dados moleculares. Apesar dos marcadores moleculares não terem se apresentado robustos o suficiente para suportar de forma consistente hipóteses sobre o relacionamento filogenéticos de toda a família, a concatenação de caracteres morfológicos (evidência total) claramente auxiliou na reconstrução filogenética, tornando os clados compatíveis com caracteres morfológicos e aumentando o suporte de ramo. Em análises utilizando-se marcadores e critérios distintos, *Acusicola* + *Miracteyma* + *Amplexibranchius* mostra-se consistentemente monofilético. O relacionamento próximo de *Sinergasilus* + *Ergasilus anchoratus* aparece nas análises de parcimônia, verossimilhança e bayesiana. *Dermoergasilus* por sua vez, não apresenta um consenso a respeito de sua posição na família. Porém, em 5 das 14 análises esse gênero aparece como táxon próximo a *Ergasilus yaluzangbus*. Nas análises com dados combinados (Figs 8 e 9), um clado composto quase que exclusivamente por espécies neotropicais é evidenciado. Apesar de não existir valor de suporte consistente para a matriz molecular, sua existência é suportada pela sinapomorfia “endopodito 1 com 2 segmentos”. *Ergasilus sensu latu* mostra-se parafilético, mesmo após a alocação de espécies neotropicais em um novo gênero neotropical. Espécies alocadas em *Ergasilus* *sl* estão espalhadas em diversos clados em todas as análises desse trabalho.

**Palavras-chave:** Copepoda, Ergasilidae, taxonomia, filogenia

## Abstract

Ergasilidae is one of the largest families among Copepoda parasites, being considered one of the most common parasitizing marine fishes and freshwater. However, as for most animals, it is believed that the ergasilide fauna is still very little known. The aim of this chapter is to propose a phylogenetic hypothesis using a combination of morphological data, 18S rDNA and 28S rDNA, to review the diagnoses and composition of the genera of Ergasilidae. Through collections and collaborations with other researchers, representatives of 16 genera of Ergasilidae (currently with 29 valid genera) were obtained, totaling 26 taxa. In addition, representatives of *Ergasilus*, *Sinergasilus*, *Pseudergasilus*, *Paraergasilus* and *Neoergasilus* were obtained from sequence database and used in the analyzes. In order to obtain more robust phylogenetic hypotheses, 24 morphological characters were used and concatenated to the molecular data. Although molecular markers did not appear robust enough to consistently support hypotheses about the phylogenetic relationship of the whole family, the concatenation of morphological characters clearly aided in phylogenetic reconstruction. In analyzes using different markers and criteria, *Acusicola* + *Miracteyma* + *Amplexibranchius* is consistently monophyletic. The close relationship of *Sinergasilus* + *Ergasilus anchoratus* appears in the analyzes of parsimony, verisimilitude and Bayesian. *Dermoergasilus*, for his part, does not agree on his position in the family. However, in 5 of the 14 analyzes this genus appears as a taxon near *Ergasilus yaluzangbus*. In the analyzes with concatenated data, a clade composed almost exclusively of neotropical species is evidenced. Although there is no consistent support value for the molecular matrix, its existence is supported by the synapomorphy "endopodite 1 with 2 segments". *Ergasilus* sensu latu is paraphyletic, even after the allocation of the neotropical species in a new genus. Species allocated in *Ergasilus* sl are scattered in several clades in all analyzes of this work.

**Key-words:** Copepoda, taxonomy, phylogenetic

## *I. Introdução*

Taxonomia é ponto de partida de qualquer pesquisa biológica, sendo ela básica ou aplicada, alêm disso provê fundamentos básicos para práticas em conservação e sustentabilidade. O estudo da morfologia, descrição e análise da forma de organismos é uma das mais antigas disciplinas e têm contribuído muito para nosso entendimento das funções animais e como a diversidade de fenótipos evoluiu (Wanninger, 2015). É importante que diferenças entre espécies sejam claramente compreendidas de forma, trabalhos morfológicos e descritivos são fundamentais para o conhecimento de uma determinada fauna.

Diversos autores têm questionado o quanto nosso conhecimento ainda é limitado, e que muitas espécies ainda necessitam ser formalmente descritas (Hoagland, 1996). Thomsom et al. (2018) apontam que taxonomistas que trabalham com grupos de grande diversidade, concentram-se em descobrir, delimitar e descrever espécies. Muitas vezes, esses cientistas não se preocupam em reorganizar as classificações dos táxons que estudam.

Segundo Windsor (1998), a maioria dos organismos vivos são parasitos. Para ele, a fauna parasitária não será completamente conhecida até que todos os possíveis hospedeiros sejam descritos; o que parece ser um trabalho de grande magnitude, ainda mais se considerarmos a escassez crescente de taxonomistas. A perda de especialistas em taxonomia e sistemática tem sido identificada como um dos maiores desafios em pesquisas em biodiversidade, ecologia e epidemiologia de parasitos (Brooks & Hoberg, 2000, 2001). Dessa forma, é cada vez mais difícil estimar a real biodiversidade existente de grupos parasitos.

Dentre os animais, poucos grupos apresentam a alta diversidade morfológica como aquela vista em Crustacea (Arthropoda). A estimativa de 52.000 espécies coloca os crustáceos em quarto lugar no ranking de diversidade geral de espécies animais, atrás apenas de insetos, moluscos e quelicerados (Martin & Davis, 2001). Dentre esses, a subclasse Copepoda é dominante - até 2012, cerca de 10.000 espécies marinhas eram conhecidas (Appeltans, 2012).

Os registros mais antigos de Copépodes parasitos de peixes datam desde o Cretáceo Inferior - cerca de 110 a 120 milhões de anos (Boxshall, 1986). Espécies de aproximadamente 30 famílias utilizam peixes como hospedeiros. A maioria dessas espécies são registradas exclusivamente em uma espécie de

hospedeiro (Montu & Boxshall, 2002).

Descrições de novas espécies e propostas de novos gêneros e mesmo de famílias continuam e influenciam a nossa visão da subordem como um todo (Kabata, 1982).

Ergasilidae é uma família de Copepoda parasitos, sendo considerada uma das mais comuns parasitando peixes marinhos (Montu & Boxshall, 2002) mas é bastante comum em ambientes continentais também. O gênero mais diverso dessa família é *Ergasilus* Von Nordmann, 1832, com 157 espécies descritas (El-Rashidy & Boxshall, 2001, Montú & Boxshall, 2002; Boxshall & Halsey, 2004; Walter & Boxshall, 2018).

Entretanto, assim como para a maioria dos animais, acredita-se que a fauna de ergasilídeos ainda seja muito pouco conhecida. El-Rashidy (1999) postulou que ergasilídeos da América do Sul tiveram uma única invasão às águas continentais, tendo uma posterior radiação a partir da Região Amazônica. A região representa um *hotspot* de biodiversidade (Myers et al., 2000), uma área com grande valor ambiental. Apesar de ser uma área de alta biodiversidade, Thatcher (1998) calculou que apenas uma pequena porção da fauna de ergasilídeos na Amazônia é conhecida. Luque e Tavares (2007) listaram 60 espécies conhecidas de Ergasilidae parasitando peixes no Brasil. Desde então, 10 novas espécies foram descobertas e descritas no Brasil pertencentes a *Acusicola* Cressey, 1970, *Brasergasilus* Thatcher & Boeger, 1983, *Ergasilus*, *Gamidactylus* Thatcher & Boeger, 1984, *Therodamas* Kroyer, 1863 & *Urogasilus* Rosim, Boxshall & Ceccarelli, 2013.

O trabalho mais recente no qual Ergasilidae é tratada de maneira abrangente é o livro de Boxshall e Halsey (2004). Esse estudo apresenta uma chave de identificação para os gêneros e uma revisão sobre aspectos biológicos e notas taxonômicas das espécies. Depois dessa publicação, os trabalhos subsequentes são mais limitados, representando propostas de novos gêneros (ex. *Majalincola* Tang & Kalman, 2008, *Urogasilus* Rosim, Boxshall & Ceccarelli, 2013, *Tiddergasilus* Marques & Boeger, 2018) e espécies (ex. *Ergasilus curticus* Muriel-Hoyos, Santana-Pineros, Cruz-Quintana & Suarez-Morales, 2015, *Dermoergasilus occidentalis* Hassan, Jones & Lymbery, 2009, *Therodamas frontalis* El-Rashidy & Boxshall, 2001). Atualmente, 29 gêneros são considerados válidos.

Dessa maneira, esse capítulo tem como objetivo propor uma hipótese filogenética usando uma combinação de dados morfológicos, 18S rDNA e 28S rDNA, revisar as diagnoses e composição dos gêneros considerados válidos em Ergasilidae, e apresentar uma chave dicotômica para os gêneros da família. Adicionalmente, uma chave dicotômica das espécies Neotropicais de Ergasilidae é apresentada.

## *II. Material e Métodos*

Os espécimes estudados foram obtidos através de coletas, empréstimos de coleções científicas (institucionais e privadas) e doações de outros pesquisadores (Tabelas 1 e 2 anexo I). As coletas foram realizadas em outubro de 2014 nos rios Paraguai e Miranda no Município de Corumbá – MS; julho de 2015 no Lago Catalão, Município de Manaus – AM, e nas Bacias do Caeté e Guamá, no Município de Bragança – PA; em janeiro de 2016 no Rio Paraná, município de Icaraíma – PR; outubro de 2016 no Rio Apiacás Município de Apiacás – MT; e outubro de 2017 no Cooper River, Charleston - US. Uma visita à coleção ictiológica pertencente ao Dr. Paulo Buckup da Universidade Federal do Rio de Janeiro foi realizada a fim de realizar triagem em busca de parasitos. Além disto, foram firmadas colaborações com pesquisadores de instituições como: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Pará, Universidade Estadual de Maringá, Universidade Federal do Rio Grande, Centro Regional Universitário Bariloche - Argentina, Katholieke Universiteit Leuven (Universidade Católica de Louvain) – Bélgica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, tais localidades estão apontadas na figura 1.

Os hospedeiros foram eutanasiados, fixados inteiros ou apenas suas brânquias em etanol 96% hidratado. Fotografias foram utilizadas para facilitar a determinação de grandes hospedeiros. No laboratório, os peixes foram determinados ao menor nível taxonômico possível e a coleta dos parasitos foi realizada através de triagem dos arcos branquiais. Todos os espécimes de parasitos foram conservados em álcool 96%.

Algumas espécies estavam disponíveis montados em lâminas ou conservados em formol, dessa forma foram utilizados para os estudos morfológicos. A relação de tais espécies está disponível na tabela 2 do anexo I. Todos os espécimes coletados foram identificados e serão depositados nas coleções do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), do Instituto Oswaldo Cruz (Fiocruz) e do Instituto Nacional de



Pesquisas da Amazônia (INPA).

Nos casos em que não se tinha acesso aos tipos ou outros espécimes de representantes dos gêneros estudados, as descrições originais foram utilizadas.



Figura 1: Distribuição geográfica dos parasitos amostrados no presente estudo.

- *Dados Morfológicos*

Os espécimes destinados ao estudo morfológico foram clarificados em ácido láctico e montados em lâmina com meio de Hoyer (Humason, 1979). As lâminas foram examinadas sob um microscópio BX51 com iluminação DIC e uma câmara lucida acoplada foi utilizada para as ilustrações. Todas as medidas são apresentadas em micrômetros.

Uma matriz morfológica foi construída com o auxílio do software DELTA (Description Language for Taxonomy; M.J. Dallwitz, T.A. Paine & E.J. Zurcher. Versão 1.0), baseando-se em caracteres novos e propostos em estudos prévios (Amado et al. 1995; Tang & Kalman, 2008) (Tabela 1). As construções das descrições bem como chave de identificação foram geradas com o software DELTA. Uma chave de identificação a nível genérico foi produzida para todos os gêneros descritos e aceitos de Ergasilidae até o momento, juntamente com os propostos no presente estudo. Também foram produzidas chaves para espécies

de água doce presentes apenas na Região Neotropical.

Tabela 1: Caracteres e estados usados na chave e análises dos gêneros de Ergasilidae. Números entre parênteses indicam o score.

No.	Characters
1	Cefalotórax (0) inflado (1) não inflado
2	Espinho rostral (0) ausente (1) presente
3	Retroestiletes (0) ausentes (1) presentes
4	Retroestiletes (0) simples (1) duplos
5	Pescoço pré oral (0) ausente (1) presente
6	Pescoço pós-oral (0) ausente (1) presente
7	Antenula (0) 7 segmentos (1) 6 segmentos (2) 5 segmentos
8	Segmentos da antena (0) sem membrana cuticular (1) com membrana cuticular
9	Antena (0) preênsil (1) quelada
10	Número de garras (0) 4 (1) 3 (2) 2 (3) 1
11	Encaixe no segundo segmento da antena (0) ausente (1) presente
12	Garra (0) lisa (1) com projeção em forma de anzol
13	Seta falciforme (0) ausente (1) presente
14	Garra (0) curta (1) alongada
15	Endopodito 1 (0) 3 segmentos (1) 2 segmentos
16	Endopodito 1 (0) normal (1) modificado
17	Espinhas no endopodito 2 (0) presentes (1) ausentes
18	Espinhas no exopodito 2 (0) presentes (1) ausentes
19	Perna 4 (0) birrame (1) ausente (2) uma seta
20	Exopodito 4 (0) 3 segmentos (1) 2 segmentos (2) 1 segmento
21	Endopodito 4 (0) 3 segmentos (1) 2 segmentos (2) 1 segmento
22	Perna 5 (0) com 2 segmentos (1) reduzida a uma ou duas setas (2) ausente
23	Saco de ovos (0) múltiplas fileiras (1) uma fileira de ovos
24	Segmentos prossoma (0) não fusionados (1) fusionados

#### • *Dados Moleculares*

O DNA total dos parasitos foi extraído usando kit DNeasy® (Qiagen) seguindo um protocolo adaptado para Copepoda a partir do método proposto pelo fabricante. Neste protocolo, o espécime é colocado em lâmina com tampão de digestão (ATL proveniente do kit DNeasy®) e proteinase K; após 3-5 minutos de digestão, o líquido é removido com uma pipeta fina e processado de acordo com as instruções do fornecedor. Já o exoesqueleto foi montado em meio de Hoyer (Humason, 1979) servindo como espécime testemunho para a sequência produzida. Sequências de fragmentos de 18S rDNA (aproximadamente 823-1340 pb) foram obtidas usando par de primers 18sF e 18sR (Song et al., 2008),

além de outros primers que foram desenvolvidos durante o presente estudo (Tabela 2). As sequências de de 28S rDNA foram obtidas usando o par de primers 28sF e 28sR (Song et al., 2008). Os fragmentos foram escolhidos para maximizar a inclusão de sequências de Ergasilidae disponíveis nos repositórios online (ex. GenBank).

Tabela 2: Lista de marcadores com suas respectivas sequências e temperaturas de anelamento utilizados nas amplificações de cada gene testados neste estudo.

	<b>Marcador</b>	<b>Sequencia 5'- 3'</b>	<b>T (°C)</b>	<b>Referência</b>
18S	18S7	GCCCTATCAACTTACGATGGTA	58	Littlewood & Bray, 2001
	18sR	AAGGTGTGMCCTATCAACT	51,7	Song et al., 2008
	18sR	TTACTTCTAAACGCTC	42,0	Song et al., 2008
	820sF	CNAAGCTTTNGGGTTCCGGG	58,7	Desenvolvido
	820sR	CCCGGAACCCNAAAGCTTNG	58,7	Desenvolvido
	1215R	TCTCGGGAAGGGAAAACACG	57,2	Desenvolvido
	1249R	TACCACGAAGGGGTTTCAGC	57,3	Desenvolvido
	113F	TTCTAAGGAAGGCAGGC	57,4	Desenvolvido
	930F	GCATGGAATAATAGAATAG	59,0	Littlewood & Bray, 2001
	600F/18s8	GCAGCCGCGGTAAGTCCAGC	69,0	Desenvolvido
	1100F	CAGAGGTTCTGAAGACGATC	56,0	Desenvolvido
	1100R	GATCGTCTTCGAAACCTCG	56,0	Desenvolvido
	630F	CGAAGGCGATCAGATCAGATACCGCCCT	73,1	Desenvolvido
	573R	CCTTCGTCTGAATACTAATGCCCC	69	Desenvolvido
	600F/18s-8	GCAGCCGCGGTAAGTCCAGC	69	Littlewood & Bray, 2001
	PaceB/1270R	CCGTCAATTCTTTAAGTTT	54	Littlewood & Bray, 2001
	618F	TTAGAGGTTCTGAAGGCGATCAGATACCG	70	Desenvolvido
	18s4/1400R	AGCGACGGGCGGTGTGTAC	65	Littlewood & Bray, 2001
	18s2/1200F	TCTAAGGGCATCACAGACCTGTTAT	57,4	Littlewood & Bray, 2001
	WormB	CTTGTTACGACTTTTACTTCC	55,5	Littlewood & Bray, 2001
	WormA	GCGAATGGCTCATTAATCAG	55,5	Littlewood & Bray, 2001
28S	28sF	ACAACTGTGATGCCCTTAG	52,2	Song et al., 2008
	28sR	TGGTCCGTGTTCAAGACG	55,2	Song et al., 2008

As reações foram realizadas em um volume total de 25 µL contendo uma mistura de: 10-30 ng de extrato de DNA da devida amostra, 1,5 µl MgCl<sub>2</sub> (50mM), 0,4 µL dNTP (25mM), 2,5µL PCR-Buffer (10x), 0,3 µl de cada primer (50pmoles/µL), 1U Platinum Taq DNA-polymerase (Invitrogen) e água ultrapura até se alcançar o volume total da reação anteriormente descrita. O programa de PCR para o fragmento 18s rDNA consiste em denaturação inicial a 95°C por

5 min, 40 ciclos de amplificação (94°C por 30 s, temperaturas de anelamento por 45 s, 72°C por 1 min), e etapa final a 72°C por 5 min. Já, para o fragmento 28S rDNA, o programa de PCR consistiu em denaturação inicial a 95°C por 5 min, 40 ciclos de amplificação (94°C por 30 s, 55°C de anelamento por 45 s, 72°C por 1 min), e etapa final a 72°C por 5 min. Foram usados controles negativos para testar possíveis contaminações dos reagentes.

Após a amplificação, os produtos das reações da PCR foram submetidos à eletroforese em gel de agarose e visualizado sob luz ultravioleta. As amostras que foram amplificadas positivamente tiveram o produto da PCR purificados com o auxílio do kit Minelute (Qiagen), seguindo protocolo orientado pelo fabricante e submetido a reações de sequenciamento sendo os mesmos primers utilizados nas PCRs em concentrações. Em seguida, foi realizada a purificação das reações de sequenciamento com Sephadex™ G-50 (GE Healthcare BioSystems® AB); o purificado foi diluído em 10 µl de formamida, submetido a um sequenciador ABI3130 (Applied Biosystems) no Laboratório de Ecologia Molecular e Parasitologia Evolutiva da Universidade Federal do Paraná. As sequências de DNA dos parasitos foram editadas nos programas Geneious v.4.5 (<http://www.geneious.com/>, Drummond et al., 2011) e BioEdit v.7.0.9 (Hall, 1999).

Os táxons sequenciados ou disponíveis no GENBANK e respectivos fragmentos são apresentados na Tabela 3 e Tabela 4. *Anthessius* sp. e *Bomolochus bellones* Burmeister, 1833, duas linhagens supostamente próximas a Ergasilidae (Boxshall & Halsey, 2004), foram escolhidas como grupo externo, ambas disponíveis no GenBank. A matriz molecular composta de 56 táxons, representando 15 gêneros de Ergasilidae foi concatenada com os dados morfológicos para a realização das análises filogenéticas combinadas (Tabela 3, anexo I). Além dos ergasilídeos coletados e provenientes de empréstimos, sequências de espécies de *Sinergasilus* Yin, 1949, *Ergasilus*, *Paraergasilus* Markevich, 1937 e *Pseudergasilus* disponíveis no GenBank foram usadas para complementar a análise filogenética.

As sequências foram alinhadas com MUSCLE (Multiple Sequence Comparison by Log-Expectation) versão 3.8.31, o qual tem se mostrado um método rápido e de acurácia superior ao de outros algoritmos (Edgar, 2004), no servidor GUIDANCE (<http://guidance.tau.ac.il/>; Penn et al., 2010). Para as

análises de 18S+28S rDNA, os alinhamentos foram concatenados utilizando o servidor FaBox (<http://www.birc.au.dk/software/fabox/>, Villesen, 2007), utilizando a ferramenta “Fasta alignment joiner”, adotada para uma melhor resolução da análise. O servidor GUIDANCE (<http://guidance.tau.ac.il/>; Penn et al., 2010) foi utilizado para orientar na remoção de regiões do alinhamento que apresentaram baixa confiabilidade, em seguida foi aplicado uma ferramenta que mascara as regiões não confiáveis. Essa ferramenta foi calibrada para manter 90% do alinhamento. O modelo de substituição foi definido no programa jModeltest v.0.1.1 (Posada, 2008) pelo Critério de informação corrigido de Akaike (AICc – Akaike Information Criterion) disponível no portal CIPRES (Miller et al., 2015).

Tabela 3: Lista de espécies com fragmentos 18S rDNA sequenciados e retiradas do GenBank, com seus respectivos hospedeiros e local de coleta.

<b>Espécie</b>	<b>Hospedeiro</b>	<b>Localidade</b>	<b>GenBank No.</b>	<b>Referência</b>
<i>Acusicola brasiliensis</i>	<i>Mugil</i> sp.; <i>Atherinella brasiliensis</i>	Praia de Ajuruteua, município de Bragança, Pará, Brasil; Baía de Parangará, Paraná, Brasil	A depositar	este estudo
<i>Acusicola</i> sp.	<i>Sorubim lima</i>	Praia de Ajuruteua, município de Bragança, Pará, Brasil	A depositar	este estudo
<i>Amplexibranchius bryconis</i>	<i>Pothamorrina prictigaster</i>	Lago Catalão, Manuas, Amazonas, Brasil	A depositar	este estudo
<i>Brasergasilus guaporensis</i>	<i>Leporinus fasciatus</i>	Rio Jiparaná, Rondônia, Brazil	A depositar	este estudo
<i>Dermoergasilus</i> n. sp.	<i>Tylochromis</i> sp.	Luapula River, Democratic Republic of the Congo	A depositar	este estudo
<i>Ergasilus</i> sp. 1	<i>Tylochromis</i> sp.	Luapula River, Democratic Republic of the Congo	A depositar	este estudo
<i>Ergasilus</i> sp. 2	Centrarchidae	Cooper River, Charleston, South Carolina, US	A depositar	este estudo
<i>Ergasilus arthrosis</i>	<i>Rhandia guatemalensis</i> ; <i>Vieja fenestrata</i>	Lago de Catemaco, Vera Cruz, Mexico	A depositar	este estudo
<i>Ergasilus bahiensis</i>	<i>Mugil</i> sp.	Praia de Ajuruteua, município de Bragança, Pará, Brasil	A depositar	este estudo
<i>Ergasilus caragatatubensis</i>	<i>Mugil</i> sp.	Praia de Ajuruteua, município de Bragança, Pará, Brasil	A depositar	este estudo
<i>Ergasilus funduli</i>	<i>Fundulus</i> sp.	Cooper River, Charleston, South Carolina, US	A depositar	este estudo

<i>Ergasilus versicolor</i>	<i>Mugil</i> sp.	Cooper River, Charleston, South Carolina, US	A depositar	este estudo
<i>Gamidactylus piranhus</i>	<i>Serrasalmus</i> sp.	Lago Catalão, Manuas, Amazonas, Brasil	A depositar	este estudo
<i>Gamispinus diabolicus</i>	<i>Ageneiosus inermis</i>	Rio Paraguai – Corumbá, Mato Grosso do Sul	A depositar	este estudo
Gen. n. 3 <i>bryconis</i>	<i>Brycon cephalus</i>	Rio Teles Pires, Mato Grosso, Brasil	A depositar	este estudo
Gen. n. 3 <i>hydrolicus</i>	<i>Hydrolicus scomberoides</i>	Rio Teles Pires, Mato Grosso, Brasil	A depositar	este estudo
Gen. n. 3 <i>leporinidis</i>	<i>Schizodon fasciatus</i>	Lago Catalão, Manuas, Amazonas, Brasil	A depositar	este estudo
Gen. n. 3 sp. 1.	<i>Schizodon fasciatus</i>	Lago Catalão, Manuas, Amazonas, Brasil	A depositar	este estudo
Gen. n. n. sp.	<i>Bouengerella maculata</i>	Rio Apiacas, Município de Apiacás, Mato Grosso	A depositar	este estudo
Gen. n. 3 <i>urupaensis</i>	<i>Percichthys trucha</i>	Rio Limay, próximo a barragem Arroyito, Argentina	A d epositar	este estudo
Gen. n. 3 <i>turucuyus</i>	<i>Acestroryncus falcatus</i>	Rio Jacundá, Flona do Jamari, Rondônia, Brasil	A depositar	este estudo
Gen. n. 3 <i>yumaricus</i>	<i>Serrasalmus</i> sp.	Rio Teles Pires, Mato Grosso, Brazil	A depositar	este estudo
Gen. n. 1 n. sp.	<i>Pseudoplatystoma reticulatum</i> ; <i>P. corruscans</i>	Rio Paraguai, Município de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil; Pesque e pague, Município de São José do Rio Preto, São Paulo; Brasil	A depositar	este estudo
<i>Miracetyma piraya</i>	<i>Mylossoma</i> sp.	Rio Teles Pires, Mato Grosso, Brazil	A depositar	este estudo
<i>Vaigamus retrobarbatus</i>	<i>Hoplias malabaricus</i>	Rio Teles Pires, Mato Grosso, Brazil	A depositar	este estudo
<i>Anthessius</i> sp.	<i>Tridacna squamosa</i>	Lifou, New Caledonia	AY627002.1	Huys et al. 2006
<i>Bomolochus bellones</i>	-	-	KR048768.1	unpublished
<i>Ergasilus anchoratus</i>	<i>Pseudobagrus fulvidraco</i>	Baoan Lake, China	DQ107564.1	Song et al. 2008
<i>Ergasilus hypomesi</i>	<i>Synechogobius hasta</i>	Dangjiangkou, China	DQ107573.1	Song et al. 2008
<i>Ergasilus peregrinus</i>	<i>Siniperca chuatsi</i>	Dangjiangkou, China	DQ107577.1	Song et al. 2008
<i>Ergasilus tumidus</i>	<i>Acanthorhodeus taenianalis</i>	Niushan Lake, China	DQ328763.1	Song et al. 2008



<i>Ergasilus yaluzangbus</i>	<i>Gymnocypris stewartii</i>	Lasa River of Tibet, China	DQ107578.1	Song et al. 2008
<i>Neoergasilus japonicus</i>	-	-		unpublished
<i>Pseudergasilus scalaris</i>	<i>Leiocassis longirostris</i> ; <i>Pelteobagrus vachelli</i>	Dangjiangkou, China; Baoan Lake, China	DQ107566.1	Song et al. 2008
<i>Pseudergasilus parasiluri</i>	<i>Pseudobagrus fulvidraco</i> ; <i>Silurus asotus</i>	Dangjiangkou, China	DQ107568.1	Song et al. 2008
<i>Paraergasilus brevidigitus</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	Lago Tangxun Lake, China	DQ107576.1	Song et al. 2008
<i>Paraergasilus medius</i>	<i>Ctenopharyngodon idellus</i> ; <i>Mylopharyngodon piceus</i>	Tangxun Lake, China	DQ107575.1	Song et al. 2008
<i>Sinergasilus major</i>	<i>Ctenopharyngodon idellus</i> ; <i>Elopichthys bambus</i> ; <i>Squaliobarbus curriculus</i>	Tangxun Lake; Dangjiangkou, China	DQ107560.1	Song et al. 2008
<i>Sinergasilus polycolpus</i>	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Tangxun Lake, China	DQ107563.1	Song et al. 2008
<i>Sinergasilus undulatus</i>	<i>Cyprinus carpio</i> ; <i>Carassius auratus</i>	Tangxun Lake, China	DQ107562.1	Song et al. 2008

Tabela 4: Lista de espécies com fragmentos 28S rDNA sequenciados neste estudo e retiradas do GenBank, com seus respectivos hospedeiros e local de coleta.

<b>Espécie</b>	<b>Hospedeiro</b>	<b>Localidade</b>	<b>GenBank No.</b>	<b>Referência</b>
<i>Acusicola</i> sp.	<i>Sorubim lima</i>	Praia de Ajuruteua, município de Bragança, Pará, Brasil	A depositar	este estudo
<i>Dermodergasilus</i> n. sp.	<i>Tylochromis</i> sp.	Luapula River, Democratic republic of Congo	A depositar	este estudo
<i>Gamidactylus piranhus</i>	<i>Serrasalmus</i> sp.	Lago Catalão, Manuas, Amazonas, Brasil	A depositar	
Gen. n. 3 <i>urupaensis</i>	<i>Percichthys trucha</i>	Rio Limay, próximo a barragem Arroyito, Argentina	A depositar	este estudo
<i>Ergasilus versicolor</i>	<i>Mugil</i> sp.	Cooper River, Charleston, South Carolina, US	A depositar	este estudo
Gen. n. 1 n. sp.	<i>Pseudoplatystoma reticulatum</i> ; <i>P. corruscans</i>	Rio Paraguai, Município de Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil; Pesque e pague, Município de São José do Rio Preto, São Paulo; Brasil	A depositar	este estudo
<i>Therodamas fluviatilis</i>	<i>Trinectes maculatus</i>	Iquitos, Peru	A depositar	este estudo
<i>Vaigamus retrobarbatus</i>	<i>Hoplias malabaricus</i>	Rio Teles Pires, Mato Grosso, Brazil	A depositar	este estudo

<i>Bomolochus bellones</i>	-	-	KR048853.1	unpublished
<i>Ergasilus anchoratus</i>	<i>Pseudobagrus fulvidraco</i>	Baoan Lake, China	DQ107528.1	Song et al. 2008
<i>Ergasilus hypomesi</i>	<i>Synechogobius hasta</i>	Dangjiangkou, China	DQ107539.1	Song et al. 2008
<i>Ergasilus peregrinus</i>	<i>Siniperca chuatsi</i>	Dangjiangkou, China	DQ107531.1	Song et al. 2008
<i>Ergasilus tumidus</i>	<i>Acanthorhodeus taenianalis</i>	Niushan Lake, China	DQ107535.1	Song et al. 2008
<i>Ergasilus yaluzangbus</i>	<i>Gymnocypris stewartii</i>	Lasa River of Tibet, China	AY627002.1	Song et al. 2008
<i>Neoergasilus japonicus</i>	-	-	KR048768.1	unpublished
<i>Paraergasilus brevidigitus</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	Lago Tangxun Lake, China	DQ107528.1	Song et al. 2008
<i>Paraergasilus medius</i>	<i>Ctenopharyngodon idellus</i> ; <i>Mylopharyngodon piceus</i>	Tangxun Lake, China	DQ107539.1	Song et al. 2008
<i>Pseudergasilus scalaris</i>	<i>Leiocassis longirostris</i> ; <i>Pelteobagrus vachelli</i>	Dangjiangkou, China; Baoan Lake, China	DQ107531.1	Song et al. 2008
<i>Pseudergasilus parasiluri</i>	<i>Pseudobagrus fulvidraco</i> ; <i>Silurus asotus</i>	Dangjiangkou, China	DQ107535.1	Song et al. 2008
<i>Sinergasilus major</i>	<i>Ctenopharyngodon idellus</i> ; <i>Elopichthys bambus</i> ; <i>Squaliobarbus curriculus</i>	Tangxun Lake; Dangjiangkou, China	DQ107524.1	Song et al. 2008
<i>Sinergasilus polycolpus</i>	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Tangxun Lake, China	DQ107525.1	Song et al. 2008
<i>Sinergasilus undulatus</i>	<i>Cyprinus carpio</i> ; <i>Carassius auratus</i>	Tangxun Lake, China	DQ107527.1	Song et al. 2008

Para inferir a relação filogenética das espécies de Ergasilidae, foram utilizados os métodos de Máxima Verossimilhança (MV), Inferência Bayesiana (IB) e Parcimônia, sendo os fragmentos de 18S, 28S e caracteres morfológicos analisados separadamente e combinados. A Inferência Bayesiana (IB) foi realizada no programa MrBayes v3.2.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) na plataforma Cipres usando 2 corridas, 4 cadeias, 20 milhões de gerações, burn-in de 2.000.000 e modelo inicial GTR para os dados moleculares segundo resultado apresentado pelo software JModelTest 0.1.1 (Posada, 2008). A análise de Parcimônia foi realizada usando PAUP\*4.0 (Swofford, 2002) através de

busca heurística, com repesagem sucessiva. Os valores de Bootstrap foram calculados depois de 1.000 réplicas. Por último, Máxima Verossimilhança foi realizada utilizando o software RaxML (Stamatakis, 2014). Os parâmetros do modelo foram estimados durante a execução da análise e a melhor árvore foi gerada a partir dos modelos GAMMA modelo de heterogeneidade, ML estimativa de alfa-parâmetro. Como suporte de ramo foi realizada uma análise de bootstrap (Felsenstein, 1985; Hillis & Bull, 1993) com 1000 repetições, a fim de testar a robustez dos clados da árvore de Máxima Verossimilhança utilizando 1.000 inferências de Bootstrap e modelo de heterogeneidade.

A análise de grupos consistentes das árvores resultantes de cada análise e a otimização de caracteres ancestrais foram realizadas no software Mesquite v.2.7.5 (Maddison & Maddison, 2011, disponível em <http://mesquiteproject.org>).

### III. Resultados

Nas coletas realizadas na Região Amazônica e Bacias do Guamá e Caeté, foram coletados 289 espécimes de hospedeiros de diversas famílias, incluindo Acestrorhynchidae, Anostomidae, Characidae, Cichlidae, Curimatidae, Doradidae, Erythrinidae, Hemiodontidae, Osteoglossidae, Pimelodidae, Pristigasteridae, Prochilodontidae e Sciaenidae. Já na Região Pantaneira, foram coletados 62 espécimes das famílias: Anostomidae, Auchenipteridae, Characidae, Cichlidae, Ctenoluciidae, Doradidae, Erythrinidae, Pimelodidae e Sciaenidae. A identidade e distribuição das espécies hospedeiras utilizadas no presente estudo estão disponíveis na Tabela 3 do material suplementar, juntamente com informações a qual família e ordem pertencem.

Do total de 289 hospedeiros coletados e triados, 86 estavam parasitados por Ergasilidae (tabela 1, anexo I). O táxon de parasito com maior amostragem foi *Ergasilus*, seguido por *Acusicola*. Entretanto, o grupo mais parasito foi *Mugil* sp. o qual metade os hospedeiros amostrados apresentavam parasitismo por *Ergasilus* e alguns também por *Acusicola*.

Dentre coletas e empréstimos, foram obtidos espécimes de 12 gêneros de parasitos: *Acusicola* Cressey, 1970, *Amplexibranchius* Thatcher & Paredes, 1985, *Brasergasilus* Thatcher & Boeger, 1983, *Ergasilus* von Nordmann, 1832, *Gamidactylus* Thatcher & Boeger, 1984, *Gamispatulus* Thatcher & Boeger, 1984,

*Gamispinus* Thatcher & Boeger, 1984, *Miracetyma* Malta, 1993, *Neoergasilus* Yin, 1956, *Rhinergasilus* Boeger & Thatcher, 1988, *Therodamas* Kroyer, 1863, *Vaigamus* Thatcher & Robertson, 1984.

- *Análise Filogenética*

Os marcadores moleculares utilizados no estudo (18S e 28S rDNA), representam os marcadores mais amplamente utilizados em filogenias publicadas anteriormente para Ergasilidae (Song et al., 2008) e para outras famílias ou níveis taxonômicos superiores (Kim & Kim, 2000; Huys et al., 2007). Todavia, esses dois fragmentos apresentaram-se bastante conservados, sem poder significativo para resolver plenamente as filogenias, especialmente em relacionamentos mais profundos.

O alinhamento de 18S rDNA resultou em 1320 posições homólogas das quais 1106 colunas foram constantes (84%), 114 caracteres variáveis foram não informativos e apenas 100 foram informativos. No alinhamento de 28S, significativamente mais curto do que para 18S rDNA, de 584 posições homólogas, 358 foram constantes (61%), 103 apresentaram variação, mas não foram informativos, e apenas 123 caracteres foram informativos. De forma geral, o potencial dos marcadores moleculares gerar hipóteses robustas de relacionamento filogenéticos foi reduzido (veja, Figuras 2 - 6), mas a análise combinada dessas matrizes com a matriz morfológica aumentou a resolução dos relacionamentos entre as espécies (Figura 7 - 9).

De qualquer forma, as análises utilizando sequências disponíveis e as produzidas no presente estudo geraram hipóteses robustas sobre o relacionamento filogenético de algumas espécies. De acordo com as análises resultantes, determinados clados (ex. *Sinergasilus polycolpus* + *Sinergasilus undulatus* + *Sinergasilus major* + *Ergasilus anchoratus*; *Paraergasilus medius* + *Paraergasilus brevidigitus*; *Acusicola brasiliensis* + *Amplexibranchius* + *Acusicola* sp. + *Miracetyma*) mostram-se consistentes, independente do marcador ou tipo de análise empregada (Figs. 2-9). Outros clados aparecem em uma frequência menor (ex. *Therodamas* + *Vaigamus*; *Dermoergasilus* + *E. yaluzangbus*) (Figs. 3 -7).

Para alguns gêneros (ex. *Sinergasilus*, *Paraergasilus*, *Ergasilus* e

*Pseudergasilus*) em que foram amostrados mais de um representante, observou-se que em todas (*Sinergasilus*, *Paraergasilus*) ou algumas das análises (*Pseudergasilus*) tais gêneros são agrupados em clados monofiléticos, representando agrupamentos genéricos. Entretanto *Ergasilus* mostra-se polifilético, estando presente em diversos outros clados.

O relacionamento próximo de *Sinergasilus* + *Ergasilus anchoratus* aparece nas análises de parcimônia, verossimilhança e bayesiana (tanto para 18S e 28S, como também para os dados combinados), sendo suportado por ambos marcadores moleculares, além da sinapomorfia “presença de espinhos no exopodito 2” (caráter 18(0)), com alto suporte de ramo (100% de bootstrap nas análises combinadas 18S+28S em parcimônia, 98% em verossimilhança e 100% de probabilidade posterior na bayesiana).

O mesmo acontece com *Amplexibranchius*, *Acusicola* e *Miracetyma*, que aparecem em todas as análises apresentadas como um grupo monofilético. As sinapomorfias morfológicas que o sustenta são o “encaixe no segundo segmento da antena”, além da “presença da membrana cuticular na antena” (caráter 11(1)). Esse último caráter representa uma convergência, com espécies de *Dermoergasilus*.

*Dermoergasilus* por sua vez, não apresenta um consenso a respeito de sua posição na família. Porém, em 5 das 14 análises (Parcimônia 28S; bayesiana 28S; parcimônia, verossimilhança e bayesiana 18S+28S) esse gênero aparece como táxon próximo a *Ergasilus yaluzangbus*. Entretanto, quando combinados dados moleculares à caracteres morfológicos tais táxons não se mostram grupos próximos, apesar de ambos possuírem características basais como “endopodito da perna com 3 segmentos” (caráter 15(0)), “perna 5 com 2 segmentos” (caráter 22(0)), e “endopodito 4 com 3 segmentos” (caráter 21(0)).

A posição relativa de *Urogasilus*, para o qual não foram obtidas sequências de DNA, é variável. Na análise bayesiana aparece como grupo irmão de *Rhinergasilus*, tendo em comum a “redução da perna 4 a uma seta” (caráter 19(2)), já na verossimilhança o gênero apresenta-se como grupo irmão de (*Brasergasilus* (*Pindadixara* + *Rhinergasilus*)), mas sem suporte morfológico ou molecular.

Nas análises com dados combinados (Figs 8 e 9), um clado composto quase que exclusivamente por espécies neotropicals é evidenciado. Apesar de não

existir valor de suporte consistente para a matriz molecular, sua existência é suportada pela sinapomorfia (não homoplásica) “endopodito 1 com 2 segmentos” (caráter 15(1)).

Dentre esse agrupamento de espécies na sua maioria de peixes neotropicais, destaca-se a monofilia das espécies incluídas de *Ergasilus* spp. (Fig. 9). De maneira geral, as espécies incluídas nesse clado possuem a morfologia da antena (contendo três segmentos mais uma garra terminal; segundo e terceiro segmentos relativamente com o mesmo comprimento), antenula com 6 segmentos e formato do corpo (corpo cicliforme que afila posteriormente), ausência de pescoço (pré ou pós-oral). Todos esses caracteres são comuns a outros agrupamentos de *Ergasilus*. Entretanto, esse agrupamento de espécies de *Ergasilus* pode ser caracterizado pela presença de uma “seta falciforme no exopodito 1” (com perda secundária em *E. leporinidis* combinado com o “endopodito 1 apresentando 2 segmentos” (caráter 15(1)), “espinhos presentes no exopodito 2” (caráter 18(0)) e “perna 5 reduzida a 1 ou 2 setas” (caráter 22(1)). Tais características também são compartilhadas por Gen. n. 1, entretanto este táxon é representado pela ausência completa do quarto par de pernas. Esse clado de espécies de *Ergasilus* é suportado tanto pelas análises moleculares, bayesiana, com suporte de ramo de 93%, quanto pelas análises com dados combinados com morfologia (Figs. 8 e 9). Portanto, existe um forte suporte para a proposição de um novo gênero para tais táxons. Sua diagnose genérica, bem como uma lista de seus representantes dentre as espécies conhecidas, é apresentada abaixo na sessão Diagnose e Classificação.

Curiosamente, além das espécies que possuem a seta falciforme, também estão inclusas *E. caraguatatubensis* e *E. versicolor*, ambas possuem a sinapomorfia da perna 1 citada acima, sendo *E. caraguatatubensis* de hábito marinho e parasita de *Mugil* sp., sugerindo uma provável invasão ao ambiente marinho. Entretanto, a análise completa de verossimilhança (Fig. 7) *E. caraguatatubensis* + *E. versicolor* compartilham antena com 5 segmentos (caráter 7(2)), e assim como “endopodito 4 com 3 segmentos (caráter 21(0))”, e “ausência da seta falciforme (caráter 13(0))”, caracteres plesiomorficos em Ergasilidae e sua alocação dentro desse novo gênero putativo é questionável e deve ser reavaliado no futuro, talvez com o uso de um novo marcador mais informativo para definir mais claramente seu relacionamento filogenético. De



forma semelhante, *E. leporinidis* carece a seta falciforme, a característica diagnóstica mais evidente desse novo táxon. Essa espécie, todavia, é mais apical no grupo e com suporte mais elevado do que o grupo *E. caragatatubensis* + *E. versicolor*.

## Morfologia

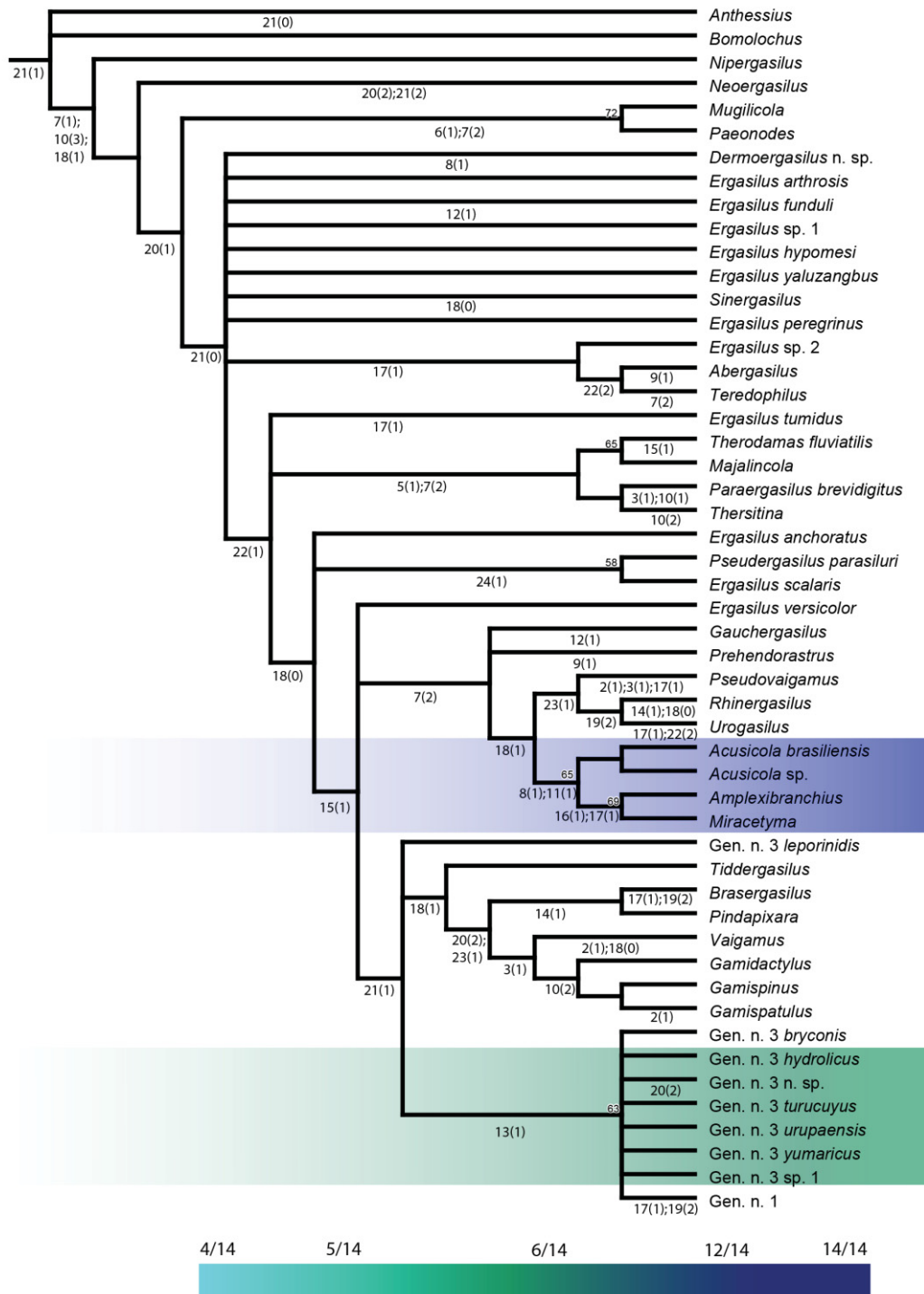


Figura 2: Análise morfológica de Parcimônia de 50 táxons de Ergasilidae mostrando suporte de Bootstrap acima dos ramos e mudança de caracteres com seus devidos estados abaixo dos ramos. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises.



## Parcimônia

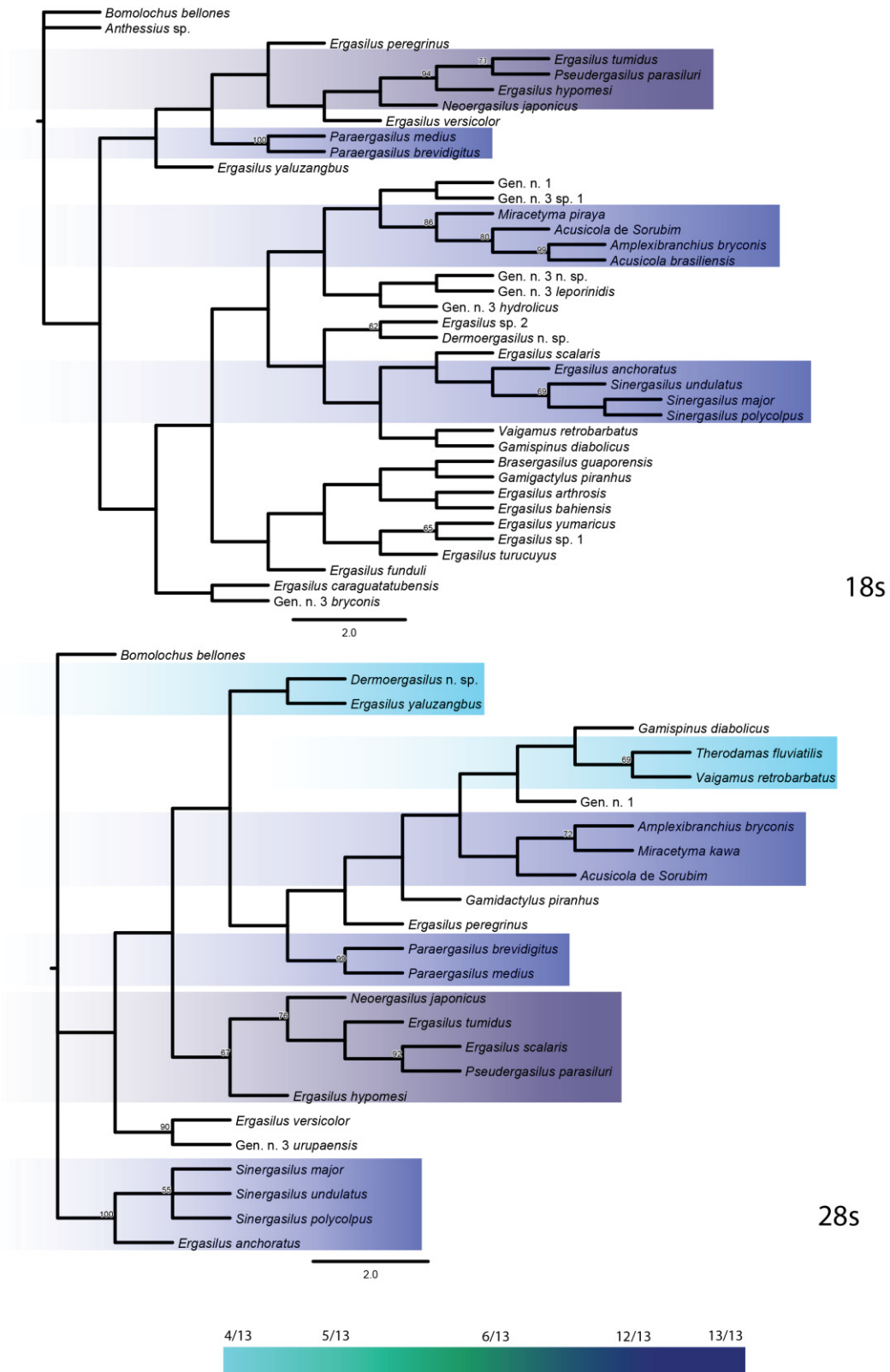


Figura 3: Resultado das análises de Parcimônia de 37 táxons de Ergasilidae para fragmento do 18S e de 24 táxons para 28S. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises.

## Verossimilhança

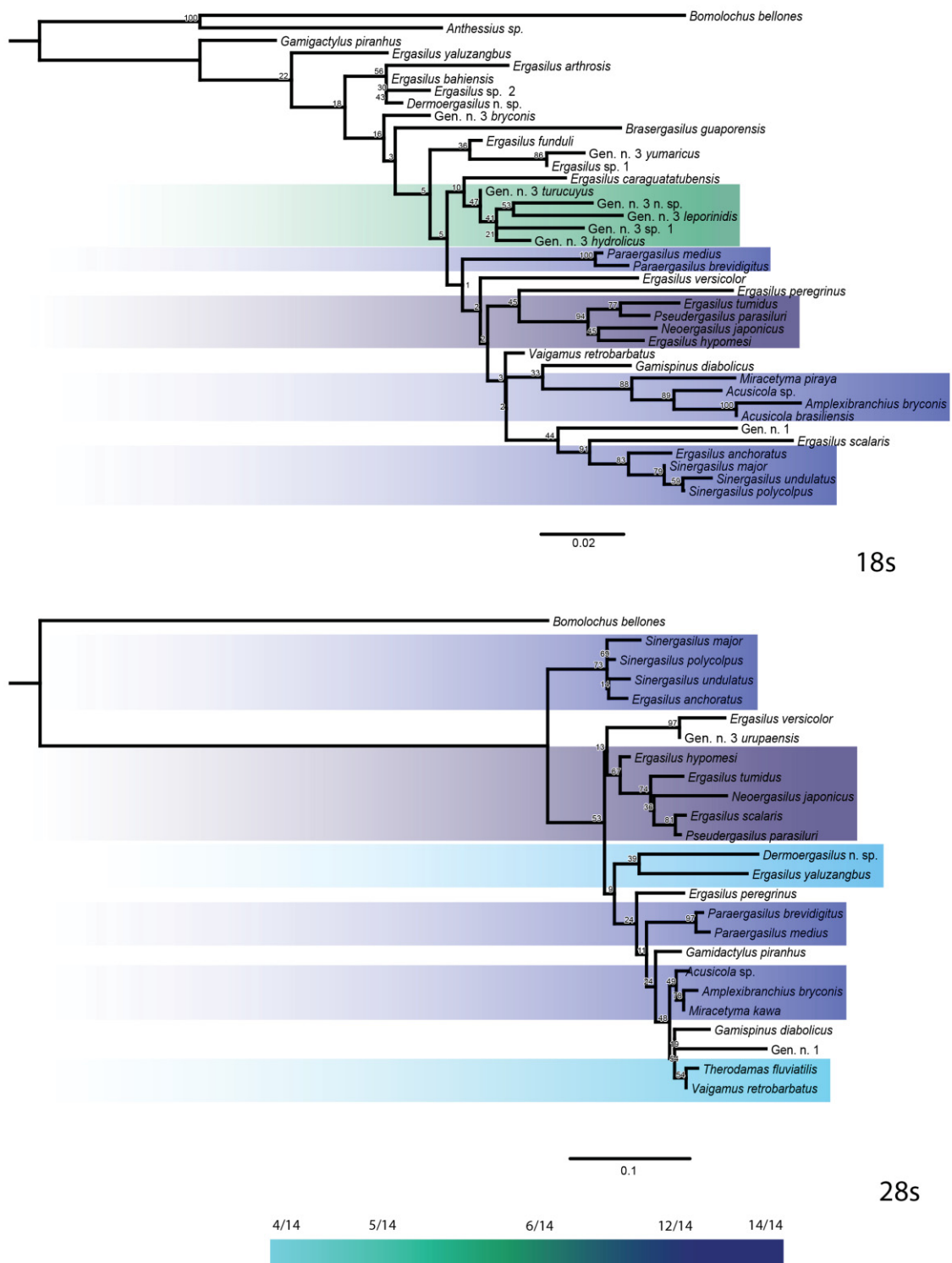
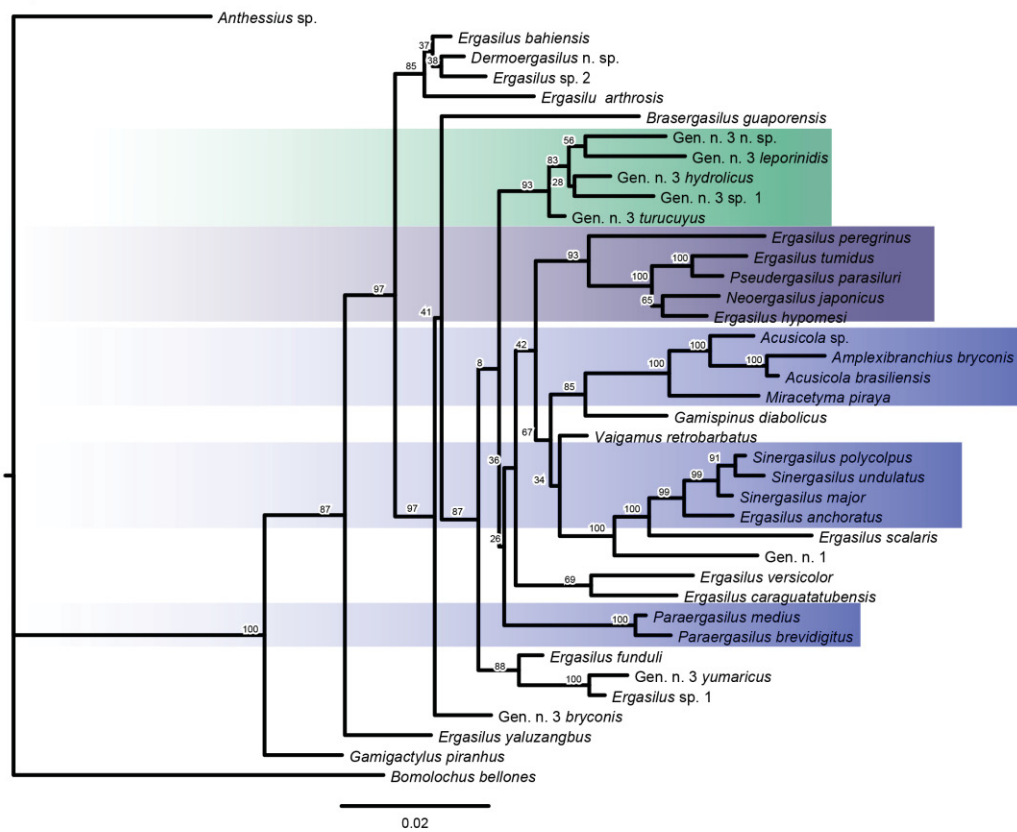
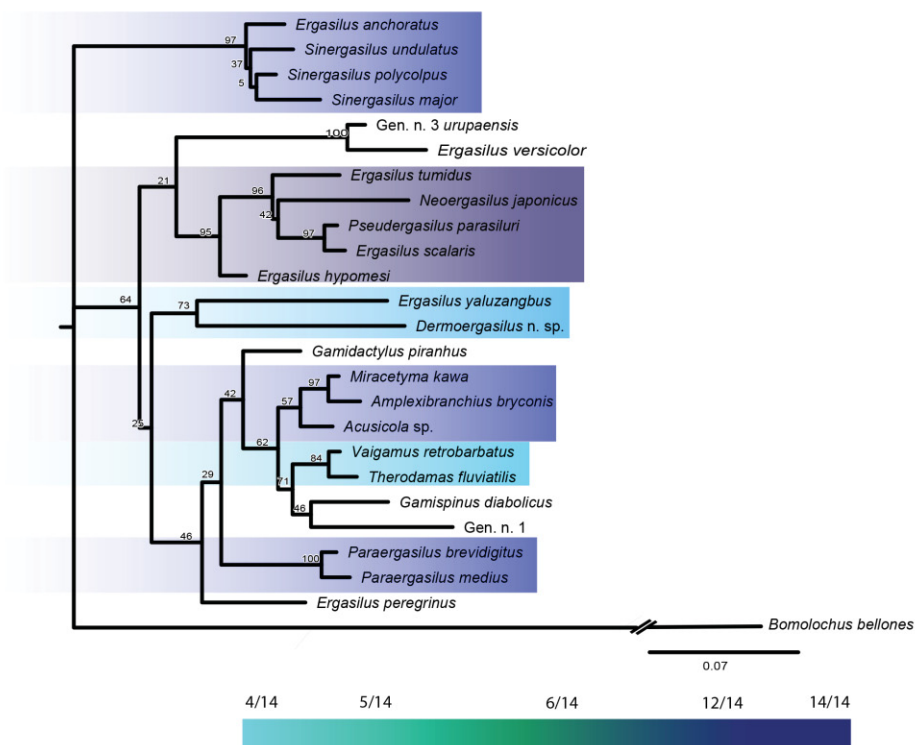


Figura 4: Resultado das análises de Verossimilhança de 37 táxons de Ergasilidae para 18S e 24 táxons para 28S. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises.

## Bayesiana



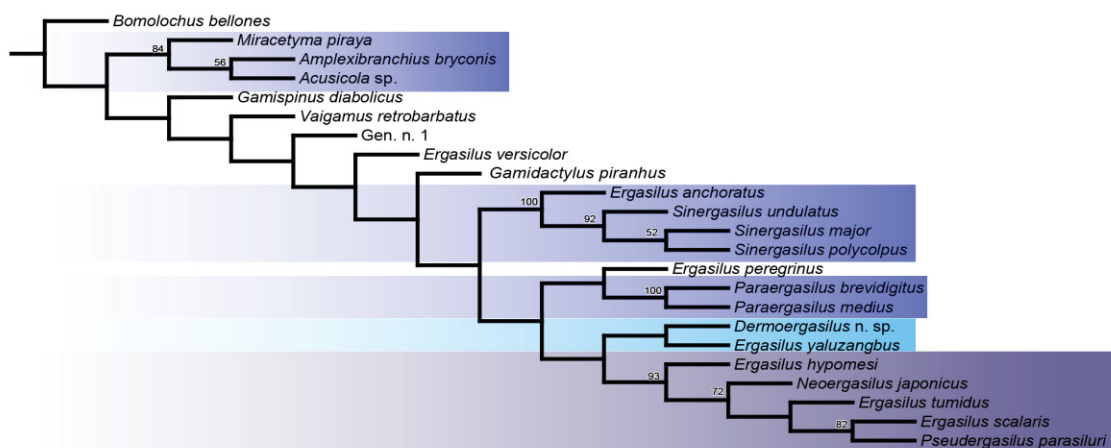
18s



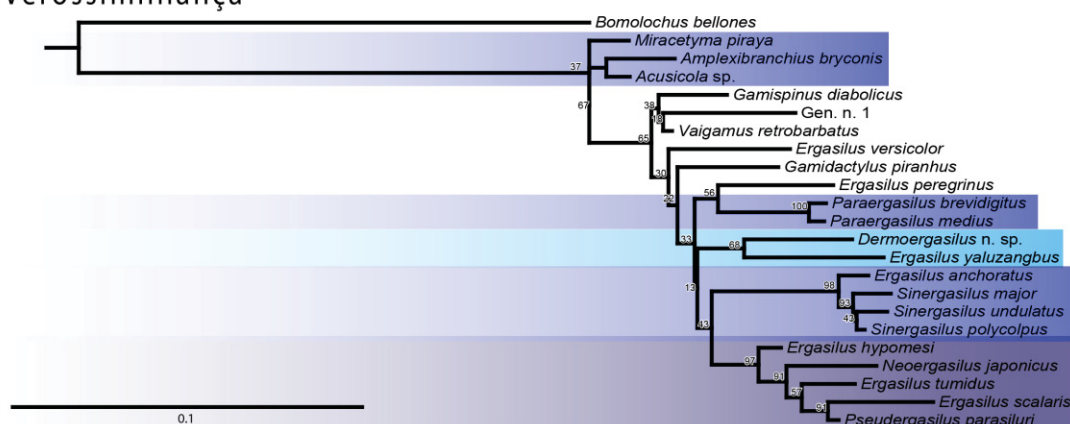
28s

Figura 5: Resultado das análises de Bayesiana de 37 táxons de Ergasilidae para 18S e 24 táxons para 28S. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises.

## Parcimônia



## Verossimilhança



## Bayesiana

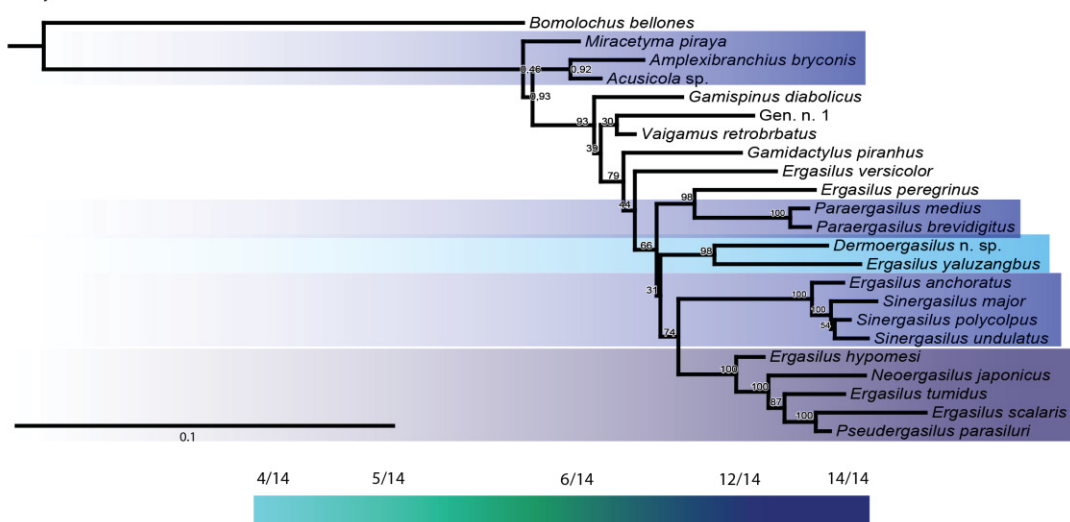
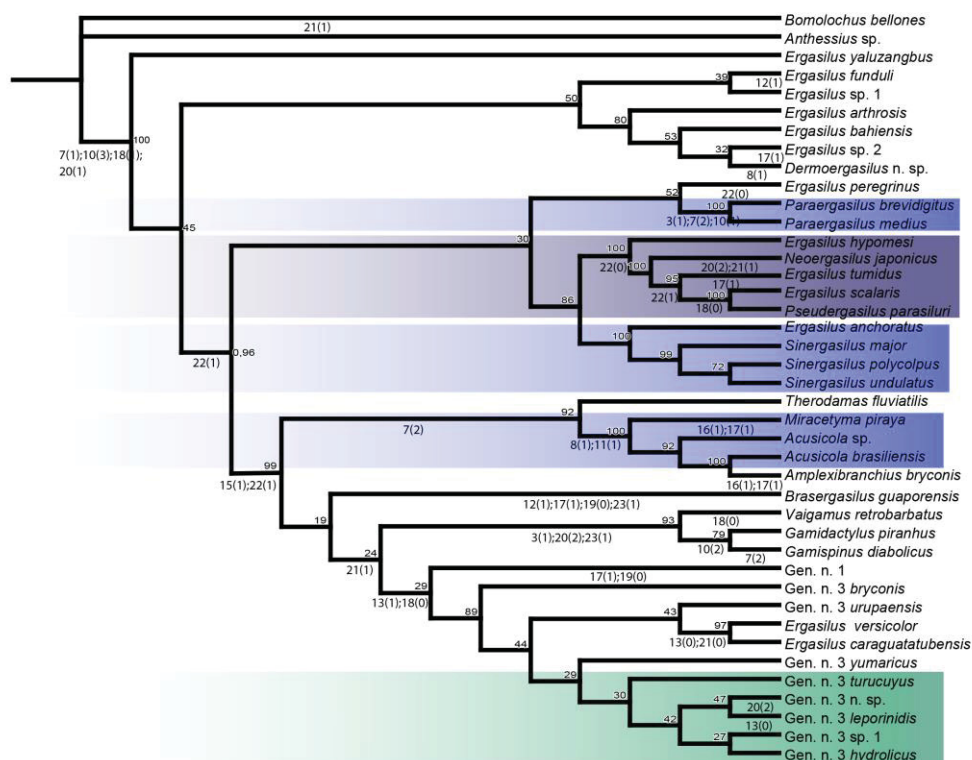


Figura 6: Resultado das análises de Parcimônia, Verossimilhança e Bayesiana de 22 táxons de Ergasilidae para dados de 18s e 28s combinados. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises.

## Bayesiana



## Verossimilhança

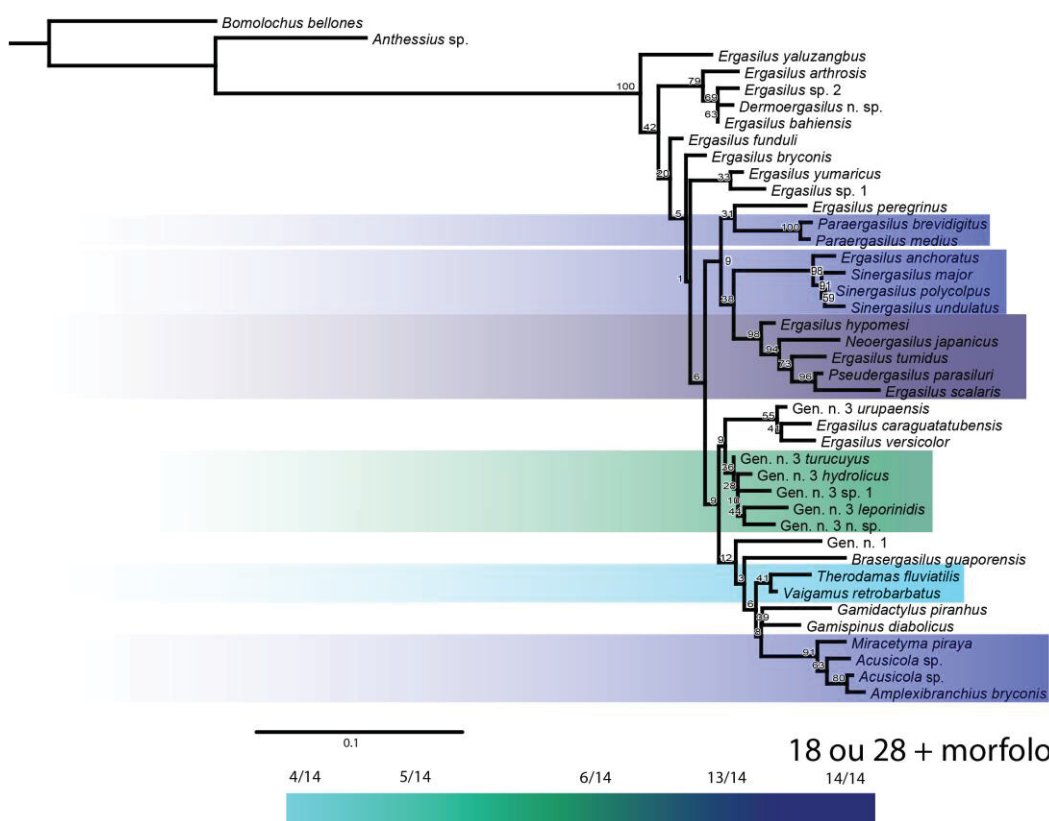


Figura 7: Resultado das análises de Bayesiana e Verossimilhança de 39 táxons de Ergasilidae para dados de 18s, 28s e caracteres morfológicos combinados. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises.

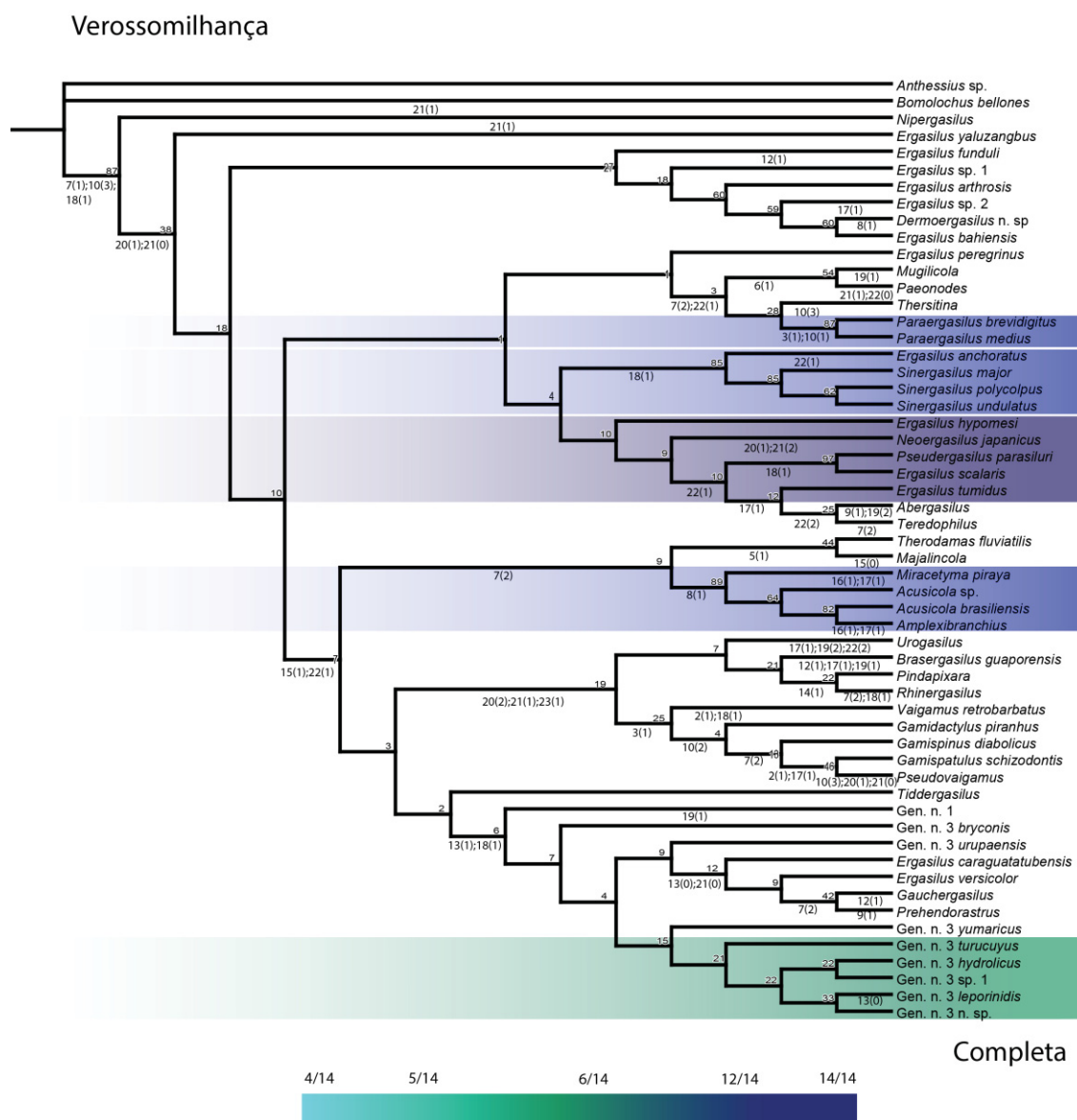


Figura 8: Resultado das análises de Verossomilhança de 54 táxons de Ergasilidae para dados de 18s, 28s e caracteres morfológicos combinados. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises.



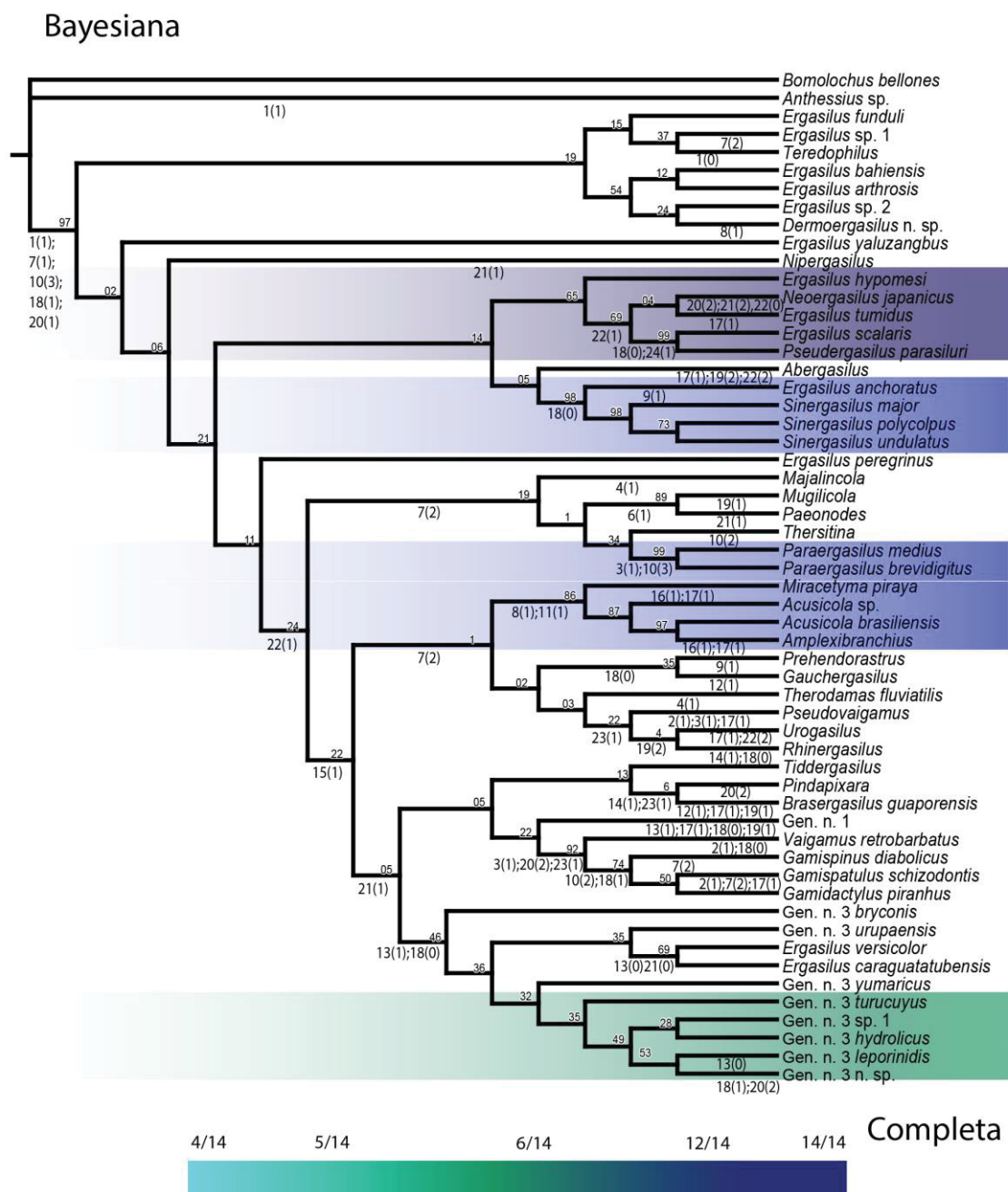


Figura 9: Resultado das análises de Bayesiana de 54 táxons de Ergasilidae para dados de 18s, 28s e caracteres morfológicos combinados – nessa análise todos os gêneros foram incluídos, mesmo quando nenhum dado molecular está disponível. As cores abaixo indicam a frequência dos clados em todas as análises.

- *Classificação e Diagnose*

### Ergasilidae von Nordmann, 1832

Diagnose da família: Corpo ciclopóide, dividido em prosoma e urosoma. Prossoma compreendendo cefalossoma e 4 somitos do pedígero. Cabeça geralmente fusionada ao primeiro segmento torácico. Urossoma tipicamente



com 5 segmentos na fêmea, compreendendo o quinto somito do pedígero, segmento genital duplo (formado pela fusão do segmento genital e primeiro segmento abdominal), e 3 somitos abdominais livres. Nos machos, o urossoma é constituído de 6 segmentos.

Antenula com 5 ou 6 segmentos, armada de setas e eventualmente aestetascus. Antena preênsil ou quelada, com 3 ou 4 segmentos, terminando em 1-3 garras. Peças bucais formadas por mandíbula, maxila e maxílula. Maxilípede ausente nas fêmeas.

Pernas natatórias 1-4 birrames. Perna 4 eventualmente reduzida a uma seta ou completamente ausente. Pernas divididas em exopodito com três segmentos, exceto na perna 4 que pode apresentar também 1 ou 2 segmentos, e endopodito com 2 ou 3 segmentos. Perna 5 reduzida a uma ou duas setas, mas podendo também apresentar dois segmentos protopodias ornamentados com 1-3 setas, em raros casos pode ser completamente ausente.

Gênero tipo: *Ergasilus* von Nordman, 1832

*Abergasilus* Hewitt, 1978  
Figura 10

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 6 segmentos. Antena quelada. Segundo segmento da antena ausente. Antena terminando em 1 garra alongada. Endopodito da perna 1 com 3 segmentos. Perna 2: Endopodito com 3 segmentos; espinhos no endopodito ausentes; espinhos no terceiro segmento presentes. Perna 4 reduzida a uma seta. Perna 5 ausente. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Gênero monotípico: *Abergasilus amplexus* Hewitt, 1978 das brânquias de *Retropina retropina* (Richardson, 1848) (Osmeriformes).

Distribuição geográfica das espécies: Lago Ellesmere, Nova Zelândia

Ambiente: água doce

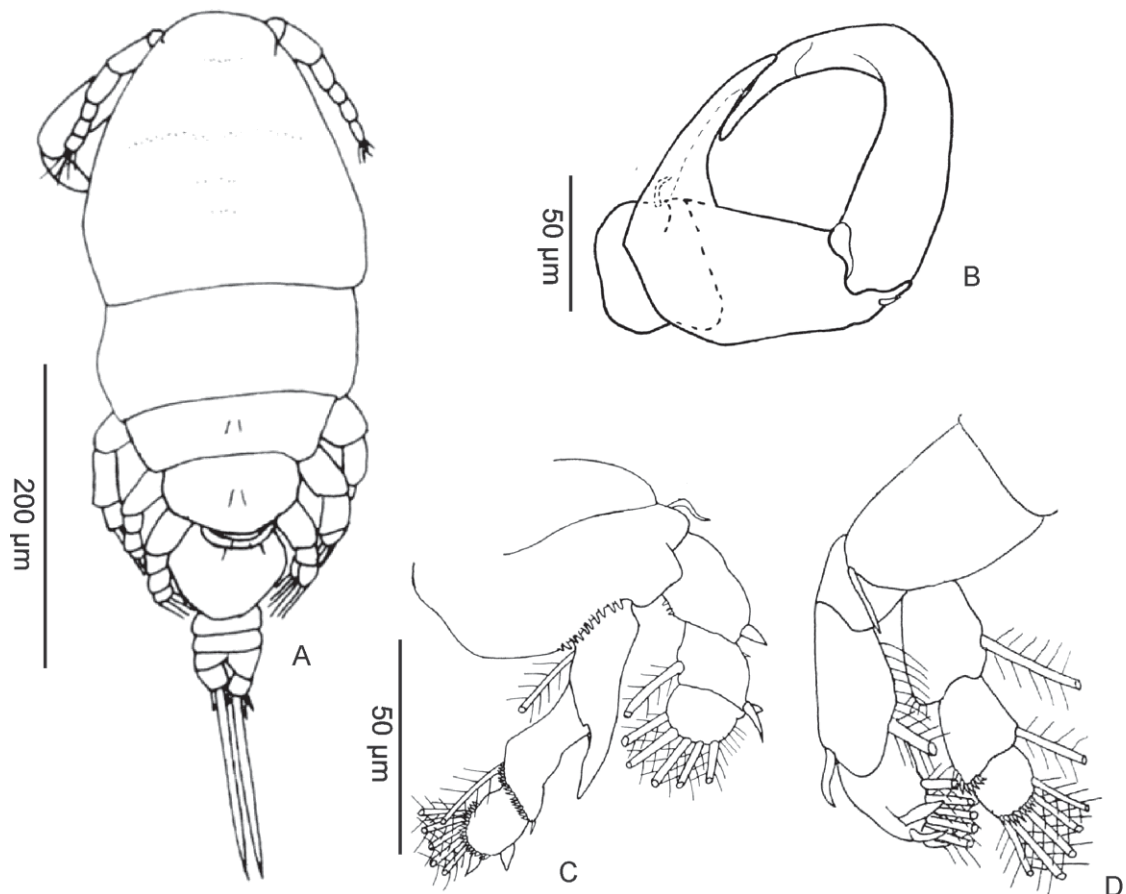


Figura 10: *Abergasilus amplexus*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4. Fonte: Hewitt, 1978.

*Acusicola* Cressey, 1970  
Figura 11

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 5 segmentos. Segmentos da antena recoberto por membrana cuticular; antena terminando em 1 garra curta; trava no segundo segmento da antena presente. Perna 1: Endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos; espinhos no terceiro segmento do exopodito ausentes. Perna 4: birrame; exopodito com 2 segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Acusicola cunula* Cressey, 1970 das brânquias de *Pseudotylosurus angusticeps* (Günther, 1866) (Beloniformes).

Distribuição geográfica das espécies: América do Norte e América do Sul.

Ambiente: água doce

Tabela 5: Espécies descritas de *Acusicola* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Acusicola brasiliensis</i> Amado & Rocha, 1996	<i>Atherinella brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1825); <i>Lile piquitinga</i> (Schreiner & Miranda Ribeiro, 1903) <i>Opisthonema oglinum</i> (Lesueur, 1818)
<i>Acusicola joturicola</i> El-Rashidy & Boxshall, 1999	<i>Joturus pichardi</i> Poey, 1860
<i>Acusicola lycengraulidis</i> Thatcher & Boeger, 1983	<i>Lycengraulis grossidens</i> (Spix & Agassiz, 1829)
<i>Acusicola mazatlanensis</i> El-Rashidy & Boxshall, 1999	<i>Dajaus monticola</i> (Bancroft, 1834)
<i>Acusicola minuta</i> Araujo & Boxshall, 2001	Coletado de plâncton
<i>Acusicola paracunula</i> Amado & Rocha, 1996	<i>Pellona flavipinnis</i> (Valenciennes, 1837); <i>Pseudotylosurus micros</i> (Günther, 1866)
<i>Acusicola pellonidis</i> Thatcher & Boeger, 1983	<i>Pellona castelnaeana</i> Valenciennes, 1847
<i>Acusicola rogeri</i> Amado & Rocha, 1996	<i>Strongylura marina</i> (Walbaun, 1792)
<i>Acusicola rotunda</i> Amado & Rocha, 1996	<i>Lycengraulis batesii</i> (Günther, 1868); <i>L. grossidens</i> (Spix & Agassiz, 1829)
<i>Acusicola spinuloderma</i> El-Rashidy & Boxshall, 1999	<i>Dajaus monticola</i> (Bancroft, 1834)
<i>Acusicola spinulosa</i> Amado & Rocha, 1996	<i>Lycengraulis batesii</i> (Günther, 1868)
<i>Acusicola tenax</i> (Roberts, 1965)	<i>Strongylura marina</i> (Walbaum, 1792)
<i>Acusicola tucunarensis</i> Thatcher, 1984	<i>Cichla monoculus</i> Agassiz, 1831; <i>C. ocellaris</i> Bloch & Schneider, 1801

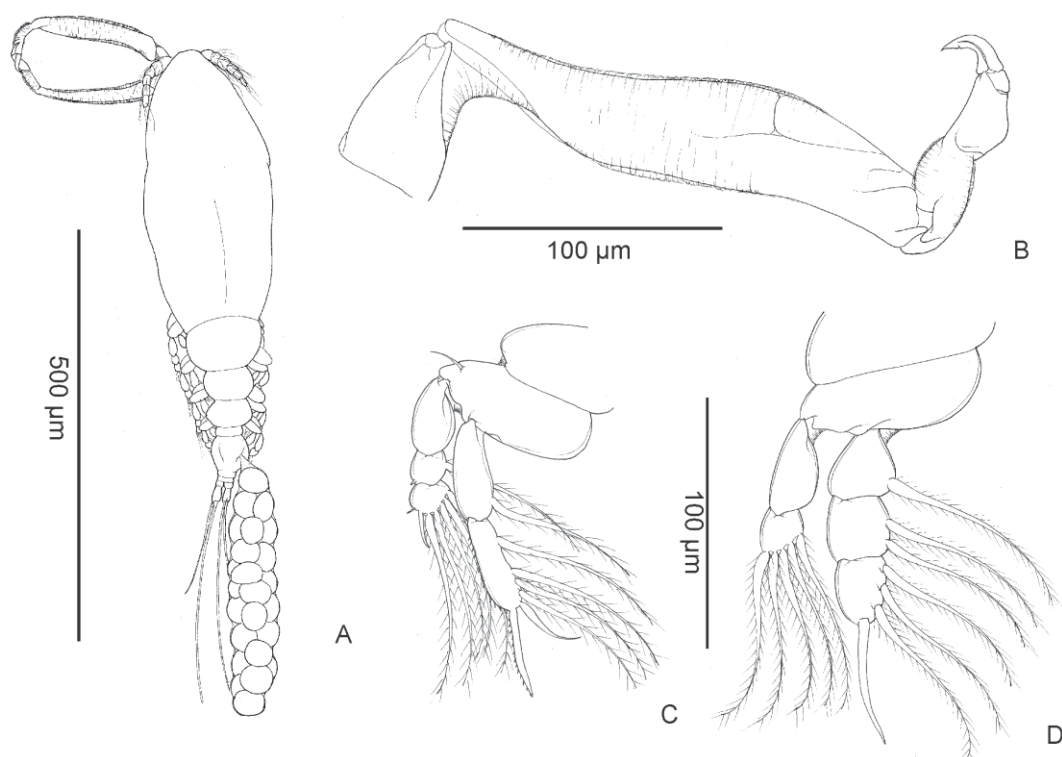


Figura 11: *Acusicola brasiliensis*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4. Fonte: elaborada pela autora.

*Amplexibranchius* Thatcher & Paredes, 1985  
Figura 12

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 5 segmentos. Segmentos da antena recoberto por membrana cuticular. Antena terminando em 1 garra. Trava na antena presente. Garra curta. Endopodito da perna 1 com 2 segmentos, sem setas ou espinhos, terminando em três pequenos pontos. Endopodito 2 com 3 segmentos; espinhos no endopodito 2 ausentes. Espinhos no terceiro segmento do exopodito 2 ausentes. Perna 4 birrame. Exopodito da perna 4 com 2 segmentos. Endopodito da perna 4 com 3 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Amplexibranchius bryconis* Thatcher & Paredes, 1985 das brânquias de *Brycon cephalus* (Günther, 1869) (Characiformes).

Distribuição geográfica das espécies: Bacia Amazônica, Brasil

Ambiente: água doce

Comentários:

Thatcher e Paredes (1985) consideraram que a morfologia única da perna 1 (endopodito com 2 segmentos, sem setas ou espinhos, terminando em três pequenos “pontos”) como uma das justificativas para propor o novo gênero. De fato, perna 1 com morfologia semelhante não é vista nas espécies dos demais gêneros da família. Porém, o que os autores indicaram como três pequenos “pontos” ao final do segundo segmento do endopodito da perna 1 revelaram-se como três pequenos espinhos, os quais são ilustrados na Figura 12.

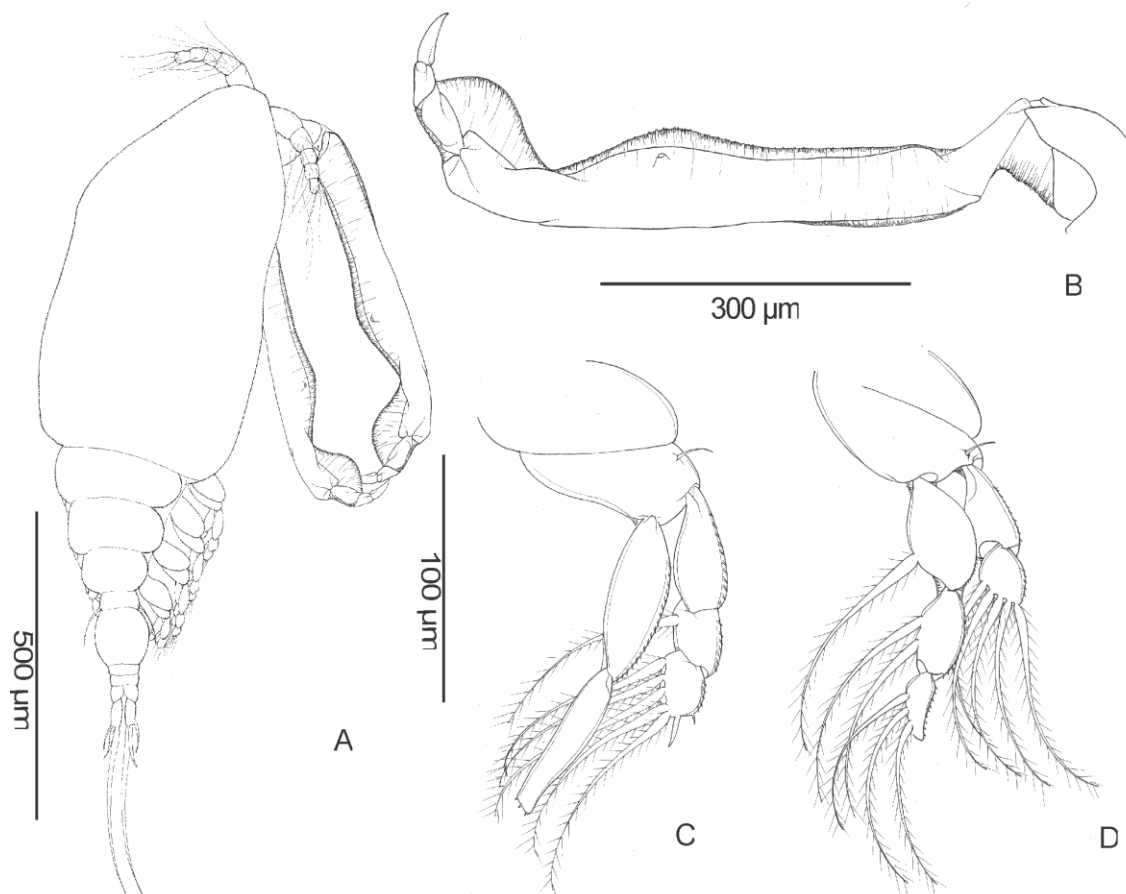


Figura 12: *Amplexibranchius bryconis*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão ventral; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4. Fonte: elaborada pela autora.

### *Brasergasilus* Thatcher & Boeger, 1983

#### Figura 13

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 6 segmentos. Segundo segmento da antena ausente. Antena terminando em 1 garra alongada. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos. Perna 4 completamente ausente. Perna 5 com 1 segmento.

Espécie tipo: *Brasergasilus jaraquensis* Thatcher & Boeger, 1983 das brânquias de *Semaprochilodus insignis* (Jardine, 1841) (Characiformes).

Distribuição geográfica das espécies: Bacia Amazônica, Região Pantaneira e Bacia do Paraná - Brasil

Ambiente: água doce

Tabela 6: Espécies descritas de *Brasergasilus* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Brasergasilus anodus</i> Thatcher & Boeger, 1983	<i>Anodus elongatus</i> Agassiz, 1829
<i>Brasergasilus bifurcatus</i> Santos, Thatcher & Brasil-Sato, 2007	<i>Pygocentrus piraya</i> (Cuvier, 1819); <i>Serrasalmus brandtii</i> Lütken, 1875
<i>Brasergasilus guaporensis</i> Malta, 1995	<i>Leporinus fasciatus</i> (Bloch, 1794)
<i>Brasergasilus mamorensis</i> Varella & Malta, 2001	<i>Hydrolycus scomberoides</i> (Cuvier, 1819)
<i>Brasergasilus oranus</i> Thatcher & Boeger, 1985	<i>Anodus elongatus</i> Agassiz, 1829

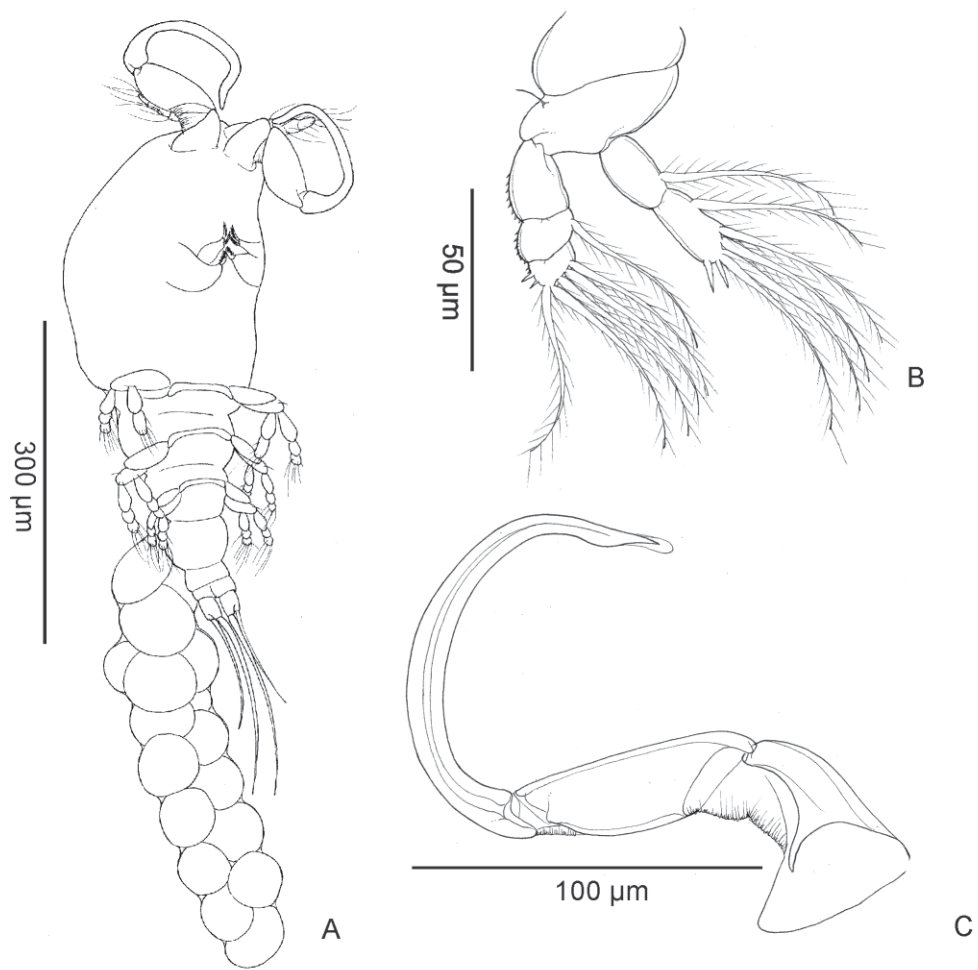


Figura 13: *Brasergasilus* sp. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão ventral; (B) antena; (C) perna 1. Fonte: elaborada pela autora.

*Dermoergasilus* Ho & Do, 1982  
Figura 14

Sinônimos: *Ergasilus* von Nordmann, 1832

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 6 segmentos. Segmentos da antena recoberto por membrana cuticular. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 3 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos; espinhos no terceiro segmento do exopodito ausentes. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 com 2 segmentos, protopodo e pequeno exopodito. Urópodes terminado em três setas e um processo digitiformes. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Dermoergasilus amplexans* das brânquias de *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 (Mugiliformes).

Distribuição geográfica das espécies: Ásia (Filipinas, Austrália, Burma, Índia, China, Japão), Rússia e África do Sul.

Ambiente: marinho, águas salobras e doce.

Comentários:

*Dermoergasilus extensus* foi proposto para *E. extensus* El-Rashidy & Boxshall, 2002. Ao proporem a nova espécie, os autores destacaram a proximidade dela com espécies válidas de *Dermoergasilus*, mas apontaram também que esta não possui um processo digitiforme no urópode, característica diagnóstica de *Dermoergasilus*. Entretanto, sugerimos que *D. extensus* possui sim tal processo, porém de forma muito longa, já que não possui articulação que caracteriza uma seta. O mesmo processo está presente em *Dermoergasilus* n. sp. a qual foi utilizada nas análises moleculares e possui sua descrição apresentada no capítulo 3 deste trabalho.

Tabela 7: Espécies descritas de *Dermoergasilus* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Dermoergasilus coleus</i> (Cressey in Cressey & Collette, 1970)	<i>Strongylura urvillii</i> (Valenciennes, 1846)
<i>Dermoergasilus curtus</i> El-Rashidy & Boxshall, 2001	<i>Rhinomugil squamipinnis</i> (Swainson)
<i>Dermoergasilus extensus</i> n. comb. El-Rashidy & Boxshall, 2002	<i>Trachystoma petardi</i> (Castelnau, 1875)
<i>Dermoergasilus intermedius</i> (Kabata, 1992)	<i>Maccullochella maquariensis</i> (Cuv. et Val., 1829)



<i>Dermoergasilus longiabdominalis</i> El-Rashidy & Boxshall, 2001	<i>Osteomugil engeli</i> (Bleeker, 1858)
<i>Dermoergasilus mugilis</i> Oldewage & van As, 1988	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758
<i>Dermoergasilus occidentalis</i> Hassan, Jones & Lymbery, 2009	<i>Tandanus bostocki</i> Whitley, 1944
<i>Dermoergasilus semiamplectens</i> El-Rashidy & Boxshall, 2001	<i>Sicamugil hamiltonii</i> (Day, 1870); <i>Osteomugil cunnesius</i> (Valenciennes, 1836); <i>Planiliza subviridis</i> (Valenciennes, 1836); <i>Chelon parsia</i> (Hamilton, 1822)
<i>Dermoergasilus semicoleus</i> (Cressey in Cressey & Collette, 1970)	<i>Strongylura krefftii</i> (Günther, 1866)
<i>Dermoergasilus varicoleus</i> Ho, Jayarajan & Radhakrishnan, 1992	<i>Chelon planiceps</i> (Valenciennes, 1836)

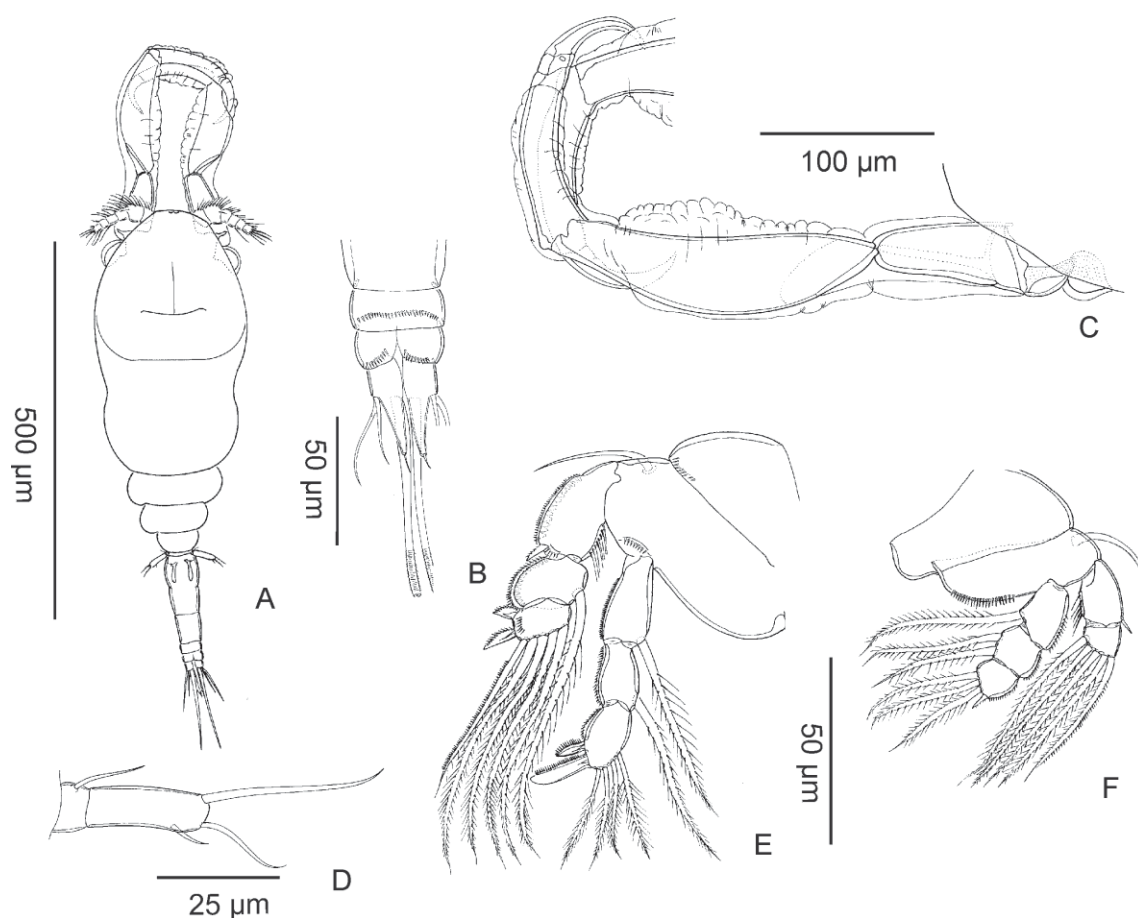


Figura 14: *Dermoergasilus semiamplectens*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) ramo caudal; (C) antena; (D) perna 5; (E) perna 1; (F) perna 4.  
Fonte: El-Rhasidy & Boxshall, 2001.

*Ergasilus* von Nordmann, 1832 (senso lato)  
Figura 15

Sinônimos: *Ergasiloides* Sars G.O., 1909; *Limnoncaea* Kokubo, 1914; *Markewitschia* Yamaguti, 1963; *Megabrachinus* Hesse, 1871; *Pseudergasilus* Yamaguti, 1936

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 6 segmentos. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Comentários:

Diversos autores sugeriram a provável não-monofilia de *Ergasilus* (El-Rhasidy, 1999, Montu & Boxshall, 2002). O gênero é o mais diverso da família, com grande variação morfológica que indica que as espécies que atualmente compõem *Ergasilus* representem diferentes agrupamento (clados) muitas vezes não proximamente relacionados filogeneticamente. Portanto, a diagnose apresentada acima é bastante genérica, incluindo todas essas espécies filogeneticamente distantes.

Espécie tipo: *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832

Distribuição geográfica das espécies: cosmopolita

Ambiente: marinho, águas salobras e doce.

Tabela 8: Espécies descritas de *Ergasilus* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Ergasilus acusicestraeus</i> El-Rashidy & Boxshall, 1999	<i>Cestraeus goldiei</i> (Macleay, 1883)
<i>Ergasilus amblycephalus</i> Kuang, 1983	<i>Poropuntius huangchuchieni</i> (Tchang, 1962)
<i>Ergasilus anchoratus</i> Markevich, 1946	<i>Tachysurus fulvidraco</i> (Richardson, 1846)
<i>Ergasilus argulus</i> Cressey in Cressey & Collette, 1970	<i>Strongylura fluviatilis</i> (Regan, 1903); <i>S. scapularis</i> (Jordan & Gilbert, 1882)
<i>Ergasilus arthrosis</i> Roberts, 1969	<i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)
<i>Ergasilus atafonensis</i> Amado & Rocha, 1997	<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836
<i>Ergasilus auritus</i> Markevich, 1940	<i>Gasterosteus auleatus</i>
<i>Ergasilus australiensis</i> Roubal, 1981	<i>Acanthopagrus australis</i> (Günther, 1859)
<i>Ergasilus bagarii</i> Kuang, 1983	<i>Bagarius bagarius</i> (Hamilton, 1822)
<i>Ergasilus bahiensis</i> Amado & Rocha, 1997	<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836
<i>Ergasilus bani</i> Ohtsuka, Ho & Nagasawa, 2004	plâncton
<i>Ergasilus barbi</i> Rahemo, 1982	Informação não disponível
<i>Ergasilus batai</i> Karamchandani, 1952	<i>Labeo bata</i> (Hamilton, 1822)
<i>Ergasilus bengalensis</i> Southwell & Prashad, 1918	<i>Wallago attu</i> (Bloch & Schneider, 1801)

<i>Ergasilus boettgeri</i> Reichenbach-Klinke, 1958	<i>Poecilia kykesis</i> Poeser, 2002
<i>Ergasilus boleophthalmi</i> Adday & Ali, 2011	<i>Boleophthalmus dussumieri</i> Valenciennes, 1837; <i>Bathygobius fuscus</i> (Rüppell, 1830)
<i>Ergasilus borneoensis</i> Yamaguti, 1954	<i>Epinephelus malabaricus</i> (Bloch & Schneider, 1801)
<i>Ergasilus brari</i> Battish & Brar, 1990	<i>Wallago attu</i> (Bloch & Schneider, 1801)
<i>Ergasilus brevimanus</i> (Sars G.O., 1909)	plâncton
<i>Ergasilus briani</i> Markevich, 1933	<i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758); <i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758); <i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Ergasilus caeruleus</i> Wilson C.B., 1911	<i>Lepomis macrochirus</i> Rafinesque, 1819
<i>Ergasilus caragatatubensis</i> Amado & Rocha, 1997	<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836
<i>Ergasilus celestis</i> Mueller J.F., 1937	<i>Anguilla rostrata</i> (Lesueur, 1817); <i>Lota lota</i> (Linnaeus, 1758); <i>Morone chrysops</i> (Rafinesque, 1820); <i>Sander vitreus</i> (Mitchill, 1818); <i>Percopsis omiscomaycus</i> (Walbaum, 1792)
<i>Ergasilus centrarchidarum</i> Wright R., 1882	<i>Ambloplites rupestris</i> (Rafinesque, 1817); <i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758); <i>Lepomis auritus</i> (Linnaeus, 1758); <i>Osmerus mordax</i> (Mitchill, 1814)
<i>Ergasilus ceylonensis</i> Fernando & Hanek, 1973	<i>Systemus sarana</i> (Hamilton, 1822)
<i>Ergasilus chautauquaensis</i> Fellows, 1887	Plâncton
<i>Ergasilus clupeidarum</i> Johnson S.K. & Rogers, 1972	<i>Alosa chrysochloris</i> (Rafinesque, 1820)
<i>Ergasilus cochlearius</i> Kuang & Liu, 1991	<i>Glyptothorax macromaculatus</i> Li, 1984
<i>Ergasilus cotti</i> Kellicott, 1892	<i>Etheostoma caeruleum</i> Storer, 1845.
<i>Ergasilus cunningtoni</i> Capart, 1944	<i>Campylomormyrus elephas</i> (Boulenger, 1898)
<i>Ergasilus cyanopictus</i> Carvalho, 1962	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758
<i>Ergasilus cyprinaceus</i> Rogers, 1969	<i>Notropis baileyi</i> Suttkus & Raney, 1955; <i>Cyprinella venusta</i> Girard, 1856; <i>Nocomis leptcephalus</i> (Girard, 1856); <i>Camptostoma anomalum</i> (Rafinesque, 1820); <i>Semotilus atromaculatus</i> (Mitchill, 1818); <i>Luxilus chrysocephalus</i> Rafinesque, 1820
<i>Ergasilus danjiangensis</i> Song, Yao & Nie, 2008	<i>Opsariichthys bidens</i> Günther, 1873; <i>Zacco platypus</i> (Temminck & Schlegel, 1846)
<i>Ergasilus davidi</i> Suárez-Morales & Santana-Pineros, 2008	<i>Lutjanus argentiventris</i> (Peters, 1869); <i>Centropomus robalito</i> Jordan et Gilbert, 1882
<i>Ergasilus divergens</i> (Kokubo, 1914)	Informação não disponível
<i>Ergasilus efficatus</i> (Leigh-Sharpe, 1934)	Informação não disponível
<i>Ergasilus egyptiacus</i> Abdel-Hady, Bayoumy & Osman, 2008	<i>Coptodon zillii</i> (Gervais, 1848)
<i>Ergasilus elongatus</i> Wilson C.B., 1916	<i>Polyodon spathula</i> (Walbaum, 1792)
<i>Ergasilus enshiensis</i> Liu & Wang, 1997	Informação não disponível
<i>Ergasilus felichthys</i> (Pearse, 1947)	<i>Bagre marinus</i> (Mitchill, 1815); <i>Ariopsis felis</i> (Linnaeus, 1766)
<i>Ergasilus fidiformis</i> Yamaguti, 1953	<i>Sarcocheilichthys variegatus</i> (Temminck & Schlegel, 1846); <i>Tribolodon hakonensis</i> (Günther, 1877); <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck & Schlegel, 1846); <i>Acheilognathus typus</i> (Bleeker, 1863)
<i>Ergasilus flaccidus</i> Fryer, 1965	<i>Oreochromis tanganicae</i> (Günther, 1894)

<i>Ergasilus fryeri</i> Paperna, 1964	<i>Chelon ramada</i> (Risso, 1827); <i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758; <i>Coptodon zillii</i> (Gervais, 1848); <i>Sarotherodon galilaeus</i> (Linnaeus, 1758), <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Ergasilus funduli</i> Krøyer, 1863	<i>Fundulus pulvereus</i> (Evermann, 1892); <i>Fundulus heteroclitus</i> (Linnaeus, 1766)
<i>Ergasilus genuinus</i> (Kokubo, 1914)	plâncton
<i>Ergasilus gibbus</i> Nordmann, 1832	<i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Ergasilus glyptothoracis</i> Kuang, 1983	<i>Glyptothorax cavia</i> (Hamilton, 1822)
<i>Ergasilus gobiorum</i> Markevich & Sukhnenko, 1967	<i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814); <i>Ponticola kessleri</i> (Günther, 1861); <i>Babka gymnotrachelus</i> (Kessler, 1857)
<i>Ergasilus hamiltoni</i> Southwell & Prashad, 1918	<i>Anabas testudineus</i> (Bloch, 1792)
<i>Ergasilus hemibagri</i> Zhang & Ma, 1994	<i>Hemibagrus macropterus</i> Bleeker, 1870
<i>Ergasilus hypomesi</i> Yamaguti, 1936	<i>Hypomesus olidus</i> (Pallas, 1814)
<i>Ergasilus ilani</i> Oldewage & van As, 1988	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758
<i>Ergasilus inflatipes</i> Cressey in Cressey & Collette, 1970	<i>Strongylura senegalensis</i> (Valenciennes, 1846)
<i>Ergasilus iraquensis</i> Amado, Rocha, Piasecki, Al-Daraji & Mhaisen, 2001	<i>Planiliza subviridis</i> (Valenciennes, 1836)
<i>Ergasilus jiangxiensis</i> Liu, 1998	<i>Hemiculter leucisculus</i> (Basilewsky, 1855)
<i>Ergasilus kabatai</i> Thomas, 1994	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758
<i>Ergasilus kandti</i> Douwe, 1912	<i>Pseudosimochromis curvifrons</i> (Poll, 1942)
<i>Ergasilus kimi</i> Boxshall, 2016	<i>Fluivtrygon oxyrhynchus</i> (Sauvage, 1878)
<i>Ergasilus labracis</i> Krøyer, 1863	<i>Morone saxatilis</i> (Walbaum, 1792)
<i>Ergasilus lagunaris</i> Grandori, 1925	Informação não disponível
<i>Ergasilus lamellifer</i> Fryer, 1961	<i>Haplochromis</i> spp.
<i>Ergasilus lanceolatus</i> Wilson C.B., 1916	<i>Dorosoma cepedianum</i> (Lesueur, 1818)
<i>Ergasilus latus</i> Fryer, 1960	<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758); <i>Sarotherodon galilaeus</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Ergasilus leiocassi</i> Xu, 1987	<i>Pseudobagrus pratti</i> (Günther, 1892)
<i>Ergasilus lizae</i> Krøyer, 1863	<i>Mugil liza</i> Valenciennes, 1836; <i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758; <i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836
<i>Ergasilus lobus</i> Lin & Ho, 1998	<i>Epinephelus malabaricus</i> (Bloch & Schneider, 1801)
<i>Ergasilus longicaudatus</i> Kuang & Li, 1984	plâncton
<i>Ergasilus longimanus</i> Krøyer, 1863	<i>Mugil</i> sp.
<i>Ergasilus longipalpus</i> Wilson C.B., 1913	<i>Chilomycterus antennatus</i> (Cuvier, 1816)
<i>Ergasilus luciopercarum</i> Henderson, 1926	<i>Sander vitreus</i> (Mitchill, 1818)
<i>Ergasilus ludhianata</i> Battish, Brar, Bhalla & Kochar, 1997	<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758
<i>Ergasilus macrodactylus</i> (Sars G.O., 1909)	plâncton
<i>Ergasilus magnicornis</i> Yin, 1949	<i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758); c. <i>auratus</i>
<i>Ergasilus malnadensis</i> Venkateshappa, Seenappa & Manohar, 1988	<i>Wallago attu</i> (Bloch & Schneider, 1801)
<i>Ergasilus manicatus</i> Wilson C.B., 1911	<i>Menidia menidia</i> (Linnaeus, 1766); <i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758
<i>Ergasilus megaceros</i> Wilson C.B., 1916	<i>Semotilus corporalis</i> (Mitchill, 1817)
<i>Ergasilus megacheir</i> (Sars G.O., 1909)	<i>Pseudosimochromis curvifrons</i> (Poll, 1942)
<i>Ergasilus mendisi</i> Fernando & Hanek, 1971	<i>Ompok bimaculatus</i> (Bloch, 1794)
<i>Ergasilus mirabilis</i> Oldewage & van As, 1987	<i>Synodontis leopardinus</i> Pellegrin, 1914
<i>Ergasilus monodi</i> Brian, 1927	<i>Lobotes surinamensis</i> (Bloch, 1790)
<i>Ergasilus mosulensis</i> Rahemo, 1982	<i>Planiliza abu</i> (Heckel, 1843)
<i>Ergasilus mugilis</i> Vogt, 1877	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758 <i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836



<i>Ergasilus myctarothus</i> Wilson C.B., 1913	<i>Sphyrna zygaena</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Ergasilus nerkae</i> Roberts, 1963	<i>Oncorhynchus nerka</i> (Walbaum, 1792)
<i>Ergasilus nodosus</i> Wilson C.B., 1924	<i>Bagrus bajad</i> (Forsskal, 1775)
<i>Ergasilus ogawai</i> Kabata, 1992	<i>Pristis microdon</i> Latham, 1794; <i>Lates calcarifer</i> (Bloch, 1790)
<i>Ergasilus orientalis</i> Yamaguti, 1939	<i>Acanthogobius flavimanus</i> (Temminck & Schlegel, 1845); <i>Hypoatherina valenciennei</i> (Bleeker, 1854); <i>Strongylura incisa</i> (Valenciennes, 1846)
<i>Ergasilus osmeri</i> Beneden, 1870	<i>Osmerus eperlanus</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Ergasilus ovatus</i> Shen, 1957	<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Ergasilus pakistanicus</i> Jafri, 1995	<i>Mastacembelus armatus</i> (Lacepède, 1800)
<i>Ergasilus parabahiensis</i> El-Rashidy & Boxshall, 1999	<i>Dajaus monticola</i> (Bancroft, 1834)
<i>Ergasilus pararostralis</i> Amado in Amado, da Rocha, Piasecki, Al-Daraji & Mhaisen, 2001	<i>Planiliza subviridis</i> (Valenciennes, 1836)
<i>Ergasilus parvitergum</i> Ho, Jayarajan & Radhakrishnan, 1992	<i>Etroplus suratensis</i> (Bloch, 1790); <i>Carangoides malabaricus</i> (Bloch & Schneider, 1801)
<i>Ergasilus peregrinus</i> Heller, 1865	<i>Siniperca chuatsi</i> (Basilewsky, 1855); <i>Elopichthys</i> sp.; <i>Leuciscus</i> sp.; <i>Hemibarbus</i> sp.
<i>Ergasilus philippinensis</i> Velasquez, 1951	<i>Glossogobius giurus</i> (Hamilton, 1822)
<i>Ergasilus piriformis</i> El-Rashidy & Boxshall, 2002	<i>Sicamugil cascasia</i> (Hamilton, 1822)
<i>Ergasilus plecoglossi</i> Yamaguti, 1939	<i>Plecoglossus altivelis</i> (Temminck & Schlegel, 1846)
<i>Ergasilus polynemi</i> Redkar, Rangnekar & Murti, 1952	<i>Eleutheronema tetradactylum</i> (Shaw, 1804)
<i>Ergasilus ponticus</i> Markevich, 1934	<i>Syngnathus abaster</i> Risso, 1827
<i>Ergasilus rhinos</i> Burris & Miller G.C., 1972	<i>Centrarchus macropterus</i> (Lacepède, 1801); <i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758); <i>Lepomis auritus</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Ergasilus rostralis</i> Ho, Jayarajan & Radhakrishnan, 1992	<i>Planiliza abu</i> (Heckel, 1843)
<i>Ergasilus rotundicarpus</i> Jones J.B. & Hine, 1983	<i>Siganus guttatus</i> (Bloch, 1787)
<i>Ergasilus sarsi</i> Capart, 1944	<i>Tylochromis mylodon</i> Regan, 1920
<i>Ergasilus scotti</i> Sundara Raj, 1923	<i>Wallago attu</i> (Bloch & Schneider, 1801)
<i>Ergasilus sergipensis</i> Amado & Rocha C.E.F., 2001	plankton
<i>Ergasilus shehyangensis</i> Wang, 1961	<i>Mugil</i> sp.
<i>Ergasilus sieboldi</i> von Nordman, 1832	<i>Percichthys trucha</i> (Valenciennes, 1833)
<i>Ergasilus sittangensis</i> El-Rashidy & Boxshall, 2002	<i>Sicamugil hamiltonii</i> (Day, 1870)
<i>Ergasilus spatulus</i> Cressey in Cressey & Collette, 1970	<i>Strongylura marina</i> (Walbaum, 1792)
<i>Ergasilus spinilaminatus</i> Kabata, 1992	<i>Macquaria ambigua</i> (Richardson, 1845)
<i>Ergasilus suboculatus</i> (Hesse, 1871)	<i>Scortum hilli</i> (Castelnau, 1878)
<i>Ergasilus synanceiensis</i> Amado in Amado, da Rocha, Piasecki, Al-Daraji & Mhaisen, 2001	<i>Pseudosynanceia melanostigma</i> Day, 1875
<i>Ergasilus thailandensis</i> Capart, 1943	<i>Systemus orphoides</i> (Valenciennes, 1842)
<i>Ergasilus tissensis</i> D'yachenko, 1969	<i>Barbus barbus</i> (Linnaeus, 1758), <i>Vimba vimba</i> (Linnaeus, 1758), <i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758), <i>Squalius cephalus</i> (Linnaeus, 1758), <i>Leuciscus leuciscus</i> (Linnaeus, 1758), <i>Gobio gobio</i> (Linnaeus, 1758)

<i>Ergasilus tumidus</i> Markevich, 1940	<i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758); <i>Rhynchocypris percunurus</i> (Pallas, 1814); <i>Rhodeus sericeus</i> (Pallas, 1776); <i>Acheilognathus asmussii</i> (Dybowski, 1872)
<i>Ergasilus turgidus</i> Fraser, 1920	<i>Cymatogaster aggregata</i> Gibbons, 1854
<i>Ergasilus uniseriatus</i> Ho, Jayarajan & Radhakrishnan, 1992	<i>Glossogobius giuris</i> (Hamilton, 1822)
<i>Ergasilus vembanadensis</i> Thomas S., 1993	<i>Wallago attu</i> (Bloch & Schneider, 1801)
<i>Ergasilus ventriosus</i> Kim I.H. & Choi, 2003	<i>Acheilognathus macropterus</i> (Bleeker, 1871)
<i>Ergasilus versicolor</i> Wilson C.B., 1911	<i>Ameiurus natalis</i> (Lesueur, 1819)
<i>Ergasilus wareaglei</i> Johnson S.K., 1973	<i>Hypentelium etowanum</i> (Jordan, 1877); <i>Hypentelium nigricans</i> (Lesueur, 1817)
<i>Ergasilus wilsoni</i> Markevich, 1933	<i>Tribolodon brandtii</i> (Dybowski, 1872); <i>Osmerus dentex</i> Steindachner & Kner, 1870
<i>Ergasilus xenomelanirisi</i> Carvalho, 1955	<i>Atherinella brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1825)
<i>Ergasilus xinguensis</i> Taborda, Paschoal & Luque, 2016	<i>Geophagus altifrons</i> Heckel, 1840; <i>Geophagus argyrostictus</i> Kullander, 1991
<i>Ergasilus xinjiangensis</i> Kuang & Qian, 1985	<i>Schizothorax argentatus</i> Kessler, 1874
<i>Ergasilus yaluzangbus</i> Kuang & Qian, 1985	<i>Oxygymnocypris stewartii</i> (Lloyd, 1908); <i>Schizopygopsis stoliczkai</i> Steindachner, 1866;
<i>Ergasilus youngi</i> Tavares & Luque, 2005	<i>Aspistor luniscutis</i> (Valenciennes, 1840)

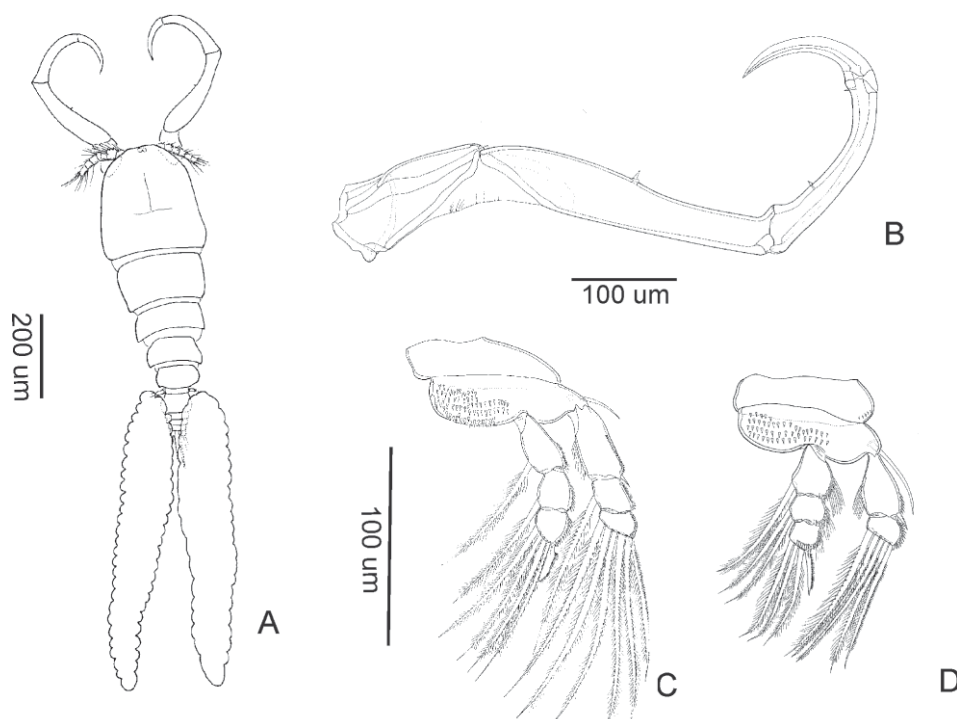


Figura 15: *Ergasilus ecuadorensis*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4. Fonte: El-Rhasidy & Boxshall, 2002.

*Gamidactylus* Thatcher & Boeger, 1984  
Figura 16

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Retroestiletes simples presente. Antenula com 6 segmentos. Antena terminando em 2 garras curtas. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos, sem espinhos terminais; exopodito sem espinhos terminais. Perna 4: exopodito com 1 segmento; endopodito 4 com 2 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos composto por uma única fileira de ovos.

Espécie tipo: *Gamidactylus jaraquensis* Thatcher & Boeger, 1984 das fossas nasais de *Semaprochilodus insignis* (Jardine, 1841) (Characiformes).

Ambiente: água doce.

Distribuição geográfica das espécies: Bacia Amazônica e alto Rio Paraná, Brasil

Tabela 9: Espécies descritas de *Gamidactylus* e seus hospedeiros

Outras Espécies	Hospedeiros
<i>Gamidactylus bryconis</i> Varella, 1995	<i>Brycon amazonicus</i> (Spix & Agassiz, 1829)
<i>Gamidactylus hoplii</i> Varella & Malta, 1996	<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)
<i>Gamidactylus piranhus</i> Thatcher, Santos & Brasil-Sato, 2008	<i>Pygocentrus piraya</i> (Cuvier, 1819); <i>Serrasalmus brandtii</i> (Lütken, 1875)



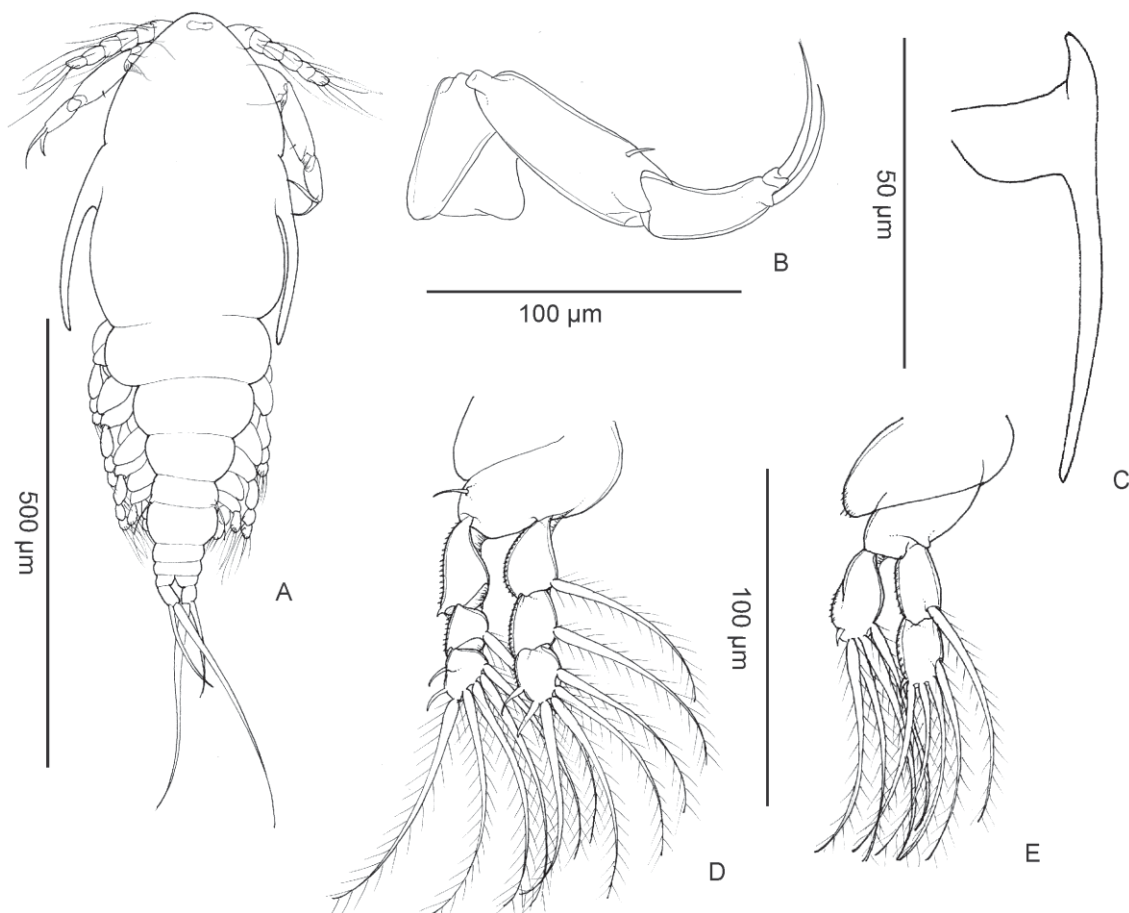


Figura 16: *Gamidactylus piranhus*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) retroestilete (D) perna 1; (E) perna 4. Fonte: elaborada pela autora.

### *Gamispatulus* Thatcher & Boeger, 1984

#### Figura 17

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Espinho rostral presente. Retroestiletes duplos; um afilado, outro espatulado. Antenula com 5 segmentos. Antena terminando em 2 garras curtas. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito 2 com 3 segmentos; espinhos no terceiro segmento do exopodito ausentes. Perna 4: exopodito com 1 segmento; endopodito com 2 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos composto por uma única fileira de ovos.

Espécie tipo (e única espécie): *Gamispatulus schizodontis* Thatcher & Boeger, 1984 das fossas nasais de *Schizodon fasciatus* Spix & Agassiz, 1829 (Characiformes).

Ambiente: água doce.

Distribuição geográfica das espécies: Bacia Amazônica e alto Rio Paraná, Brasil.

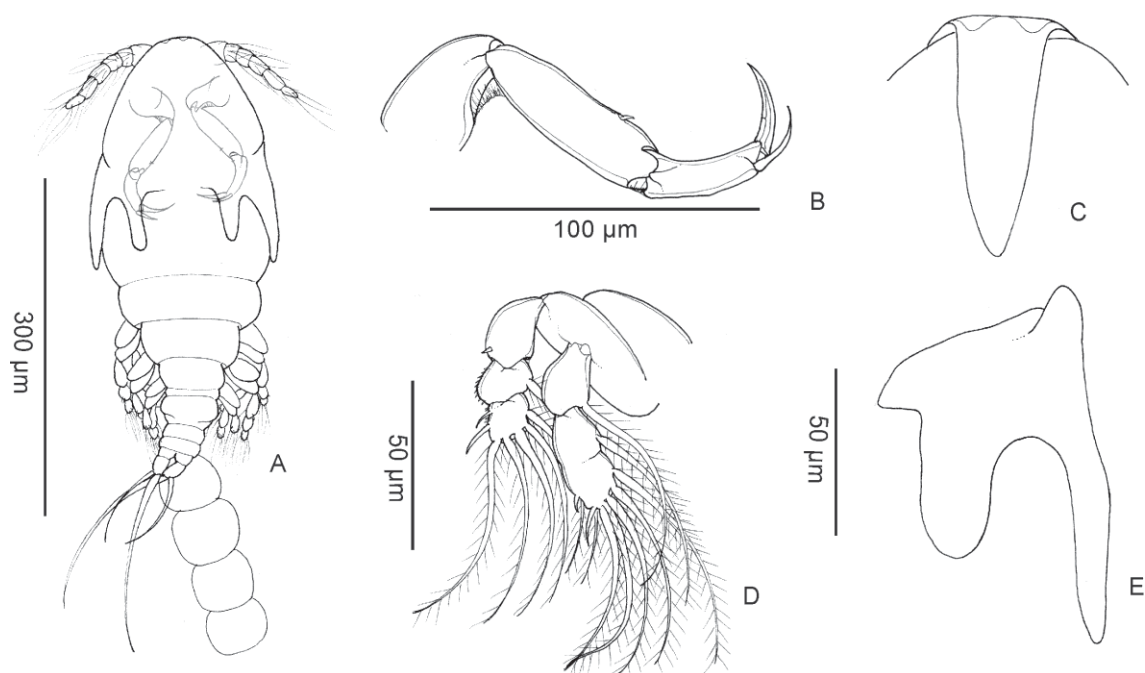


Figura 17: *Gamispatulus schizodontis*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) espinho rostral; (D) retroestilete; (E) perna 4. Fonte: elaborada pela autora.

### *Gamispinus* Thatcher & Boeger, 1984

#### Figura 18

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Retroestiletes simples presentes. Antenula com 5 segmentos. Primeiro segmento da antena com diversos espinhos na margem interna. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos; espinhos no terceiro segmento do exopodito ausentes. Perna 4: exopodito com 1 segmento; endopodito com 2 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos composto por uma única fileira de ovos.

Espécie tipo (e única espécie): *Gamispinus diabolicus* Thatcher & Boeger, 1984 das fossas nasais de *Ageneiosus inermis* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes).

Ambiente: água doce.

Distribuição geográfica das espécies: Bacia Amazônica e alto Rio Paraná, Brasil

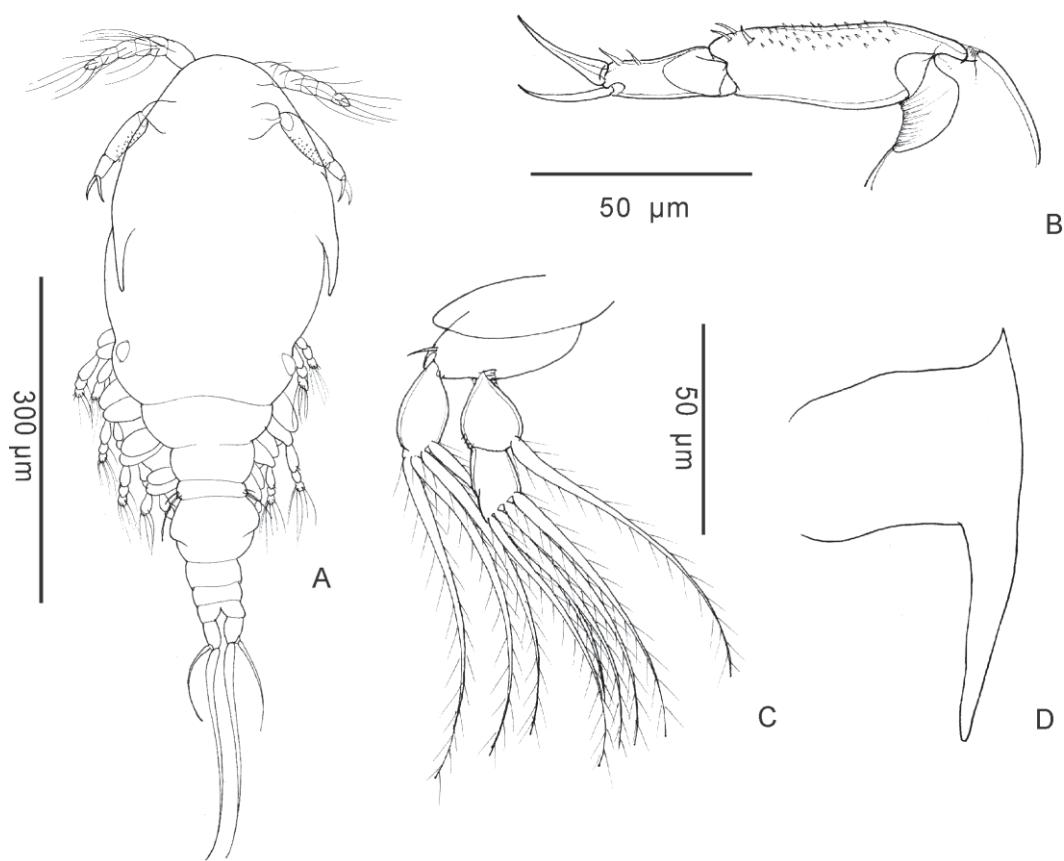


Figura 18: *Gamispinus diabolicus*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal; (B) antena (C) perna 4; (D) retroestilete. Fonte: elaborada pela autora.

*Gauchergasilus* Montú & Boxshall, 2002  
Figura 19

Sinônimo: *Ergasilus* von Nordmann, 1832

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 5 segmentos. Antena terminando em 1 garra curta. Garra com projeção em formato de anzol. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo (e única espécie): *Gauchergasilus euripedesi* (Montú, 1980)

Hospedeiro: desconhecido (coletado de amostras de plâncton).

Ambiente: águas salobras.

Distribuição geográfica das espécies: região sul do Brasil

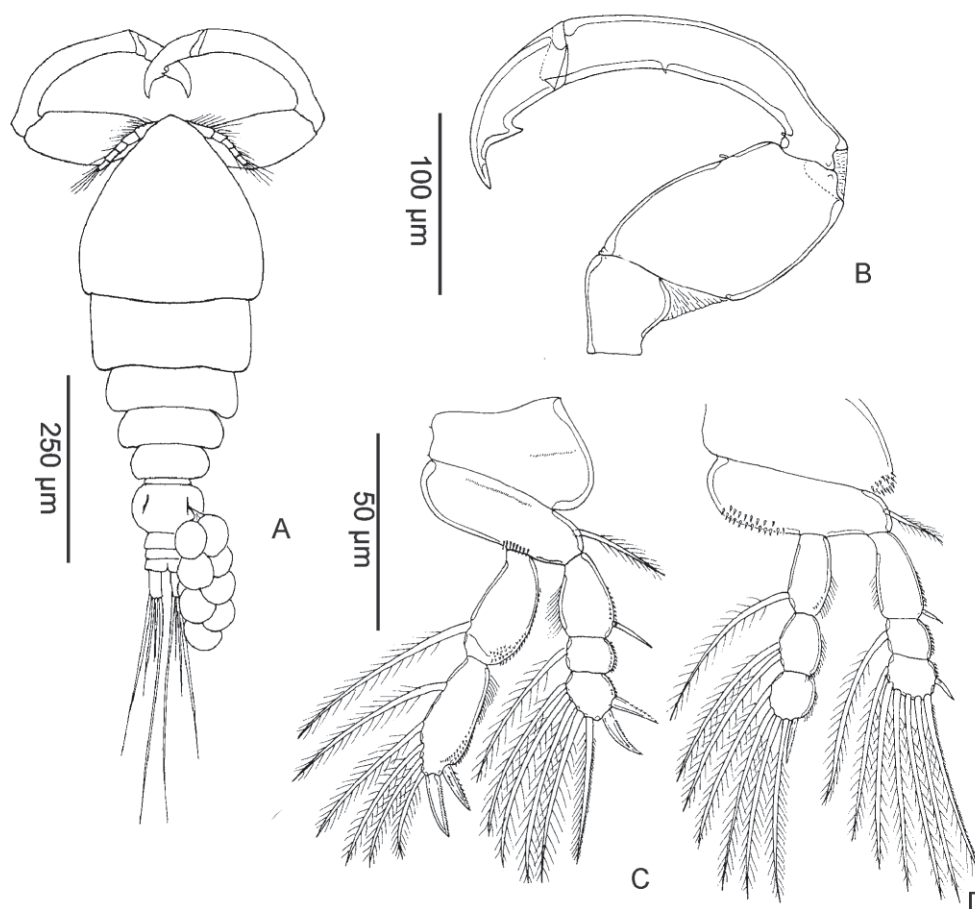


Figura 19: *Gauchergasilus euripedesi*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. Fonte: Montu & Boxshall, 2001.

#### Gen. n. 1 Figura 20

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 6 segmentos. Antena preênsil, terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito 1 com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos, espinhos no terceiro segmento ausentes. E. Perna 4 completamente ausente. Perna 5 com 1 segmento, alocando duas setas. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos

Espécie tipo: Gen. n. sp 1. Das brânquias de *Pseudoplatystoma reticulatum* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes)

Outras espécies: Gen. n. sp. 2 das brânquias de *Ageneiosus* sp. Lacépède, 1803  
Ambiente: água doce.

Distribuição geográfica das espécies: Região Pantaneira e Bacia do Paraná, Brasil

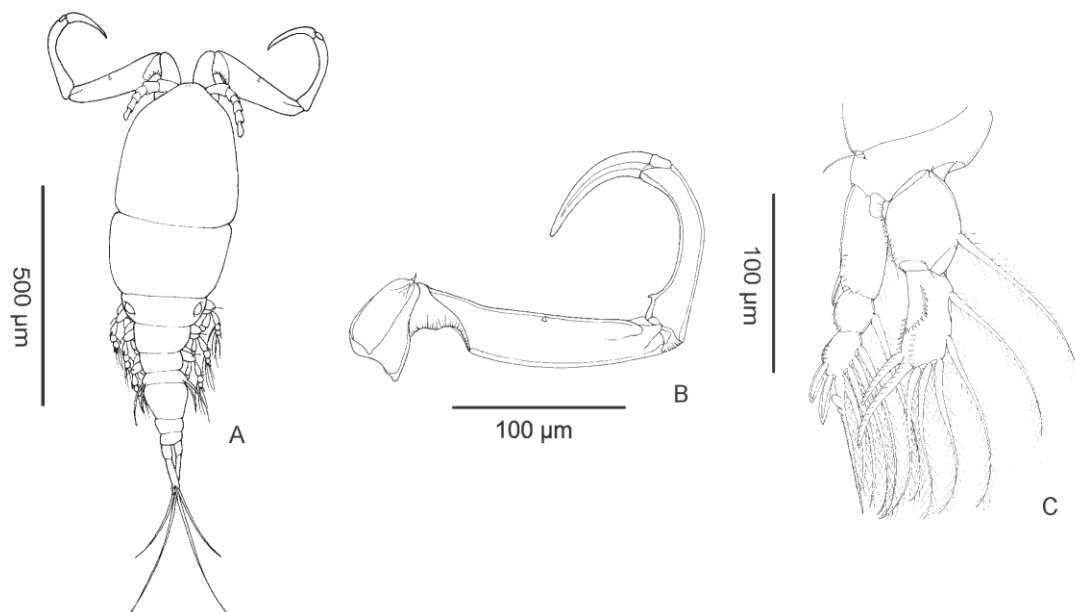


Figura 20: Gen. n. 1. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1. Fonte: elaborada pela autora.

## Gen. n. 2 Figura 21

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Espinho rostral presente. Retroestiletes simples e longos presentes. Antenula com 6 segmentos. Antena preênsil; terminando em 1 garra curta, mais um pequeno espinho lateral. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos. Perna 4: exopodito com 1 segmento; endopodito com 2 segmentos. Perna 5 com 1 segmento, alocando duas setas. Saco de ovos composto por uma única fileira de ovos.

Espécie tipo: Gen. n. sp. das fossas nasais de *Pimelodus maculatus* Lacepède, 1803 (Characiformes).

Ambiente: água doce.

Distribuição geográfica das espécies: Bacia do Rio São Francisco, Sudeste do Brasil.

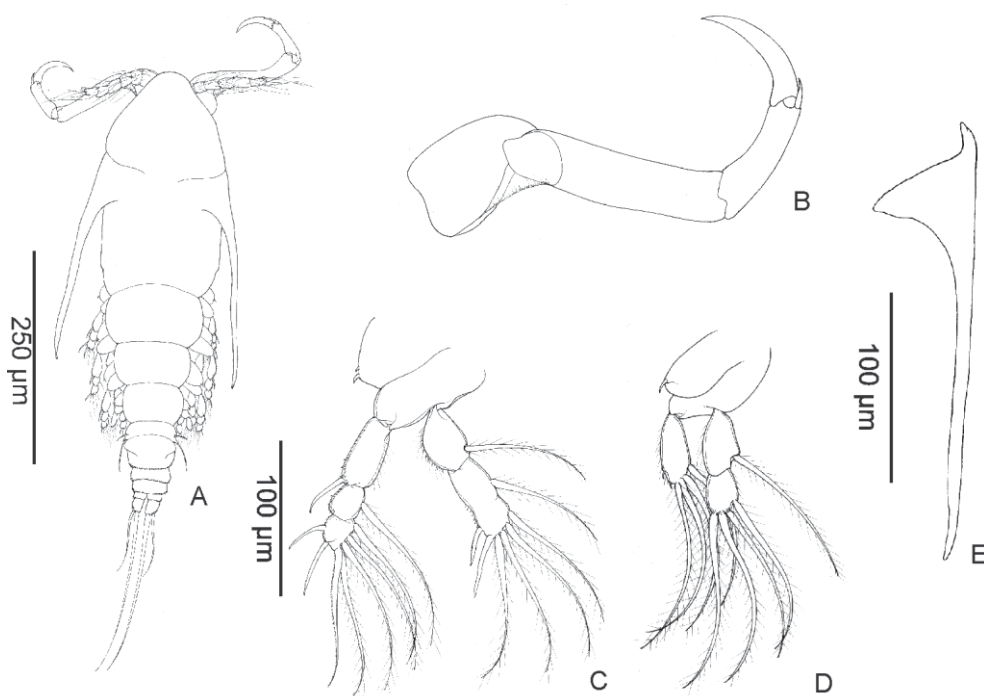


Figura 23: Gen. n. 2. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4; (E) retroestilete.

### Gen. n. 3 Figura 22

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 6 segmentos. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Seta falciforme no terceiro segmento do endopodito podendo estar presente. Perna 2: endopodito com 3 segmentos. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 2 segmentos. Perna 5 reduzida a uma ou duas setas. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Comentários: O novo gênero se destaca por possuir o endopodito da perna 1 com 2 segmentos e presença da seta falciforme (embora algumas espécies a tenha perdido). O clado é suportado pelas análises filogenéticas moleculares e morfológica apresentadas adiante. Embora a maioria das espécies estejam presentes na Região Neotropical, pode haver dispersão para outras localidades como a América do Norte.

Espécie tipo: Gen. n. 3 *bryconis* (comb. n) Thatcher, 1981 das brânquias de *Brycon cephalus* (Günther, 1869)

Ambiente: água doce

## Distribuição geográfica das espécies: Região Neotropical

Tabela 10: Espécies descritas de Gen. n. 3 e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
Gen. n. 3 <i>callophysus</i> (comb. n) Thatcher & Boeger, 1984	<i>Callophysus macropterus</i> (Lichtenstein, 1819)
Gen. n. 3 <i>chelangulatus</i> (comb. n) Thatcher & Brasil-Sato, 2008	<i>Pimelodus maculatus</i> Lacepède, 1803
Gen. n. 3 <i>coatiarius</i> (comb. n) Araujo & Varella, 1998	<i>Cichla monoculus</i> Agassiz, 1831
Gen. n. 3 <i>colomesus</i> (comb. n) Thatcher & Boeger, 1983	<i>Colomesus asellus</i> (Mueller & Troschel, 1849)
Gen. n. 3 <i>curticrus</i> (comb. n) Muriel-Hoyos, Santana-Pineros, Cruz-Quintana & Suarez-Morales, 2015	<i>Bryconops giacopinii</i> (Fernández-Yépez, 1950)
Gen. n. 3 <i>ecuadorensis</i> (comb. n) El-Rhasidy & Boxshall, 2002	<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836; <i>Mugil hospes</i> Jordan & Culver, 1895
Gen. n. 3 <i>elegans</i> (comb. n) Wilson, 1916	<i>Ictalurus</i> sp.
Gen. n. 3 <i>foresti</i> (comb. n) Boxshall, Araújo & Montú, 2002	plâncton
Gen. n. 3 <i>holobryconis</i> (comb. n) Malta & Varella, 1986	<i>Holobrycon pesu</i> Mueller & Troschell, 1845
Gen. n. 3 <i>hydrolycus</i> (comb. n) Thatcher, Boeger & Robertson, 1984	<i>Hydrolicus scomberoides</i> (Cuvier, 1819)
Gen. n. 3 <i>hypophthalmi</i> (comb. n) Boeger, Martins & Thatcher, 1993	<i>Hypophthalmus edentatus</i> Spix & Agassiz, 1829
Gen. n. 3 <i>jaraquensis</i> (comb. n) Thatcher & Robertson, 1982	<i>Semaprochilodus insignis</i> (Jardine, 1841)
Gen. n. 3 <i>lacusauratus</i> (comb. n) Marques, Boeger & Brasil-Sato, 2015	<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)
Gen. n. 3 <i>leporinidis</i> (comb. n) Thatcher, 1981	<i>Leporinus fasciatus</i> (Bloch, 1794)
Gen. n. 3 <i>pitalicus</i> (comb. n) Thatcher, 1984	<i>Cichlassoma</i> sp
Gen. n. 3 <i>salmini</i> (comb. n) Thatcher & Brasil-Sato, 2008	<i>Salminus franciscanus</i> Lima & Britski, 2007
Gen. n. 3 <i>sinefalcatus</i> (comb. n) Marques, Boeger & Brasil-Sato, 2015	<i>Salminus franciscanus</i> Lima & Britski, 2007
Gen. n. 3 <i>thatcheri</i> (comb. n) Engers, Boeger & Brandão, 2000	<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)
Gen. n. 3 <i>triangularis</i> (comb. n) Malta, 1994	<i>Laemolyta taeniata</i> (Kner, 1858)
Gen. n. 3 <i>trygonophilus</i> (comb. n) Domingues & Marques, 2010	<i>Potamotrygon</i> spp; <i>Plesiotrygon iwamae</i> (Rosa, Castello & Thorson, 1987)
Gen. n. 3 <i>turkayi</i> (comb. n) Marques, Clebsh, Cordova & Boeger, 2017	<i>Serrasalmus hollandi</i> Jégu, 2003
Gen. n. 3 <i>turucuyus</i> (comb. n) Malta & Varella, 1996	<i>Acestrorhynchus falcatus</i> (Bloch, 1794)
Gen. n. 3 <i>urupaensis</i> (comb. n) Malta, 1993	<i>Prochilodus nigricans</i> Spix & Agassiz, 1829
Gen. n. 3 <i>yumaricus</i> (comb. n) Malta e Varella, 1995	<i>Pygocentrus nattereri</i> Kner, 1858



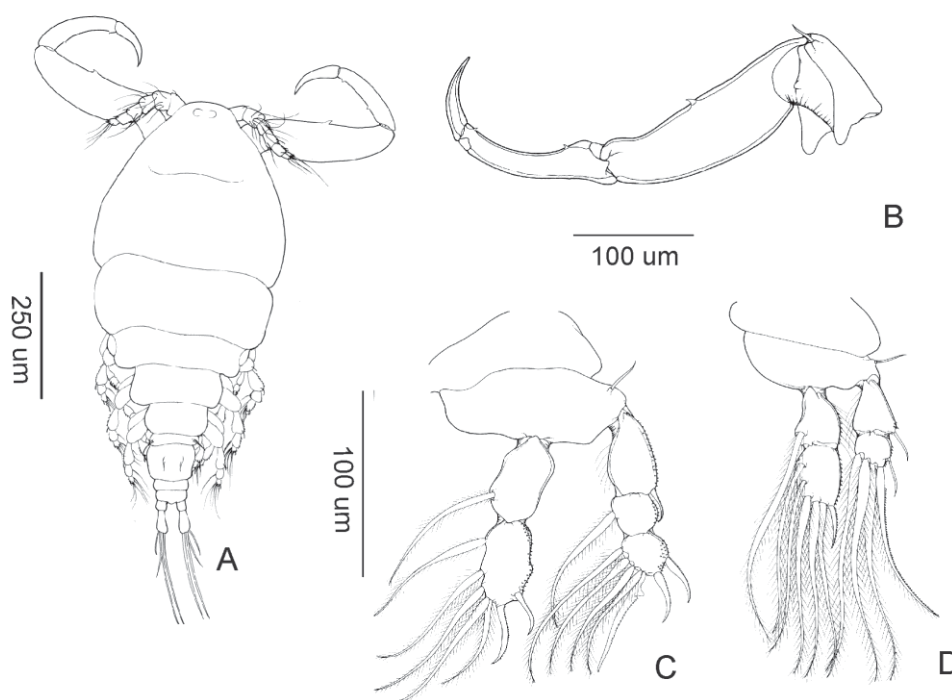


Figura 22: Gen. n. 3 *bryconis* n. comb. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4. Fonte: elaborada pela autora.

### *Majalincola* Tang & Kalman, 2008

#### Figura 23

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Pescoço pré-oral presente. Antenula com 5 segmentos. Segundo segmento da antena reduzido. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 3 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos; espinhos no terceiro segmento do exopodito ausentes. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Gênero monotípico: *Majalincola buthi* Tang & Kalman, 2008 das brânquias de *Marilyna darwinii* (Caltelnu, 1873); *M. meraukensis* (de Beaufort, 1955) (Tetraodontiformes).

Ambiente: marinho e águas salobras

Distribuição geográfica das espécies: norte da Austrália

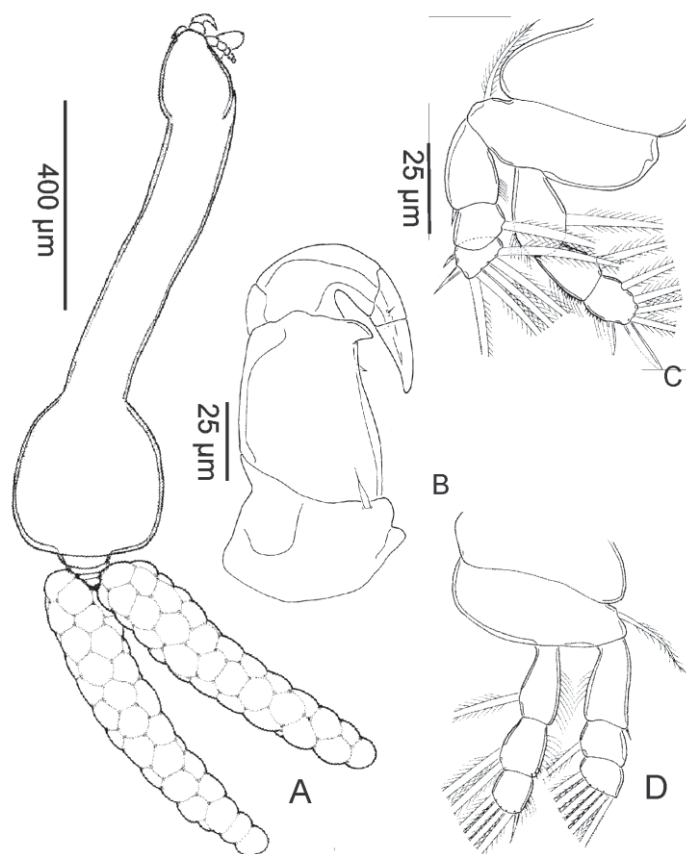


Figura 23: *Majalincola buthi*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4. Fonte: Tang & Kalman, 2008.

*Miracetyma* Malta, 1993  
Figura 24

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 5 segmentos. Segmentos da antena recoberto por membrana cuticular. Antena terminando em 1 garra curta. Trava no segundo segmento endopodal da antena presente. Perna 1: endopodito com 2 segmentos; último segmento longo e fino, sem setas ou espinhos, afinando posteriormente. Perna 2: endopodito com 3 segmentos; espinhos no terceiro segmento do exopodito ausentes. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; com 3 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Miracetyma etimaruya* Malta, 1993 das brânquias de *Curimata cyprinoides* (Linnaeus, 1758); *Potamorhina latior* (Spix, 1829); *Psectrogaster essequibensis* (Gunther, 1864) (Characiformes).

Ambiente: água doce.

## Distribuição geográfica das espécies: Bacia Amazônica, Brasil

Tabela 11: Espécies descritas de *Miracetyma* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Miracetyma kawa</i> Malta, 1994	<i>Raphiodon vulpinus</i> Agassiz, 1829
<i>Miracetyma piraya</i> Malta, 1993	<i>Pygocentrus nattereri</i> (Kner, 1860)

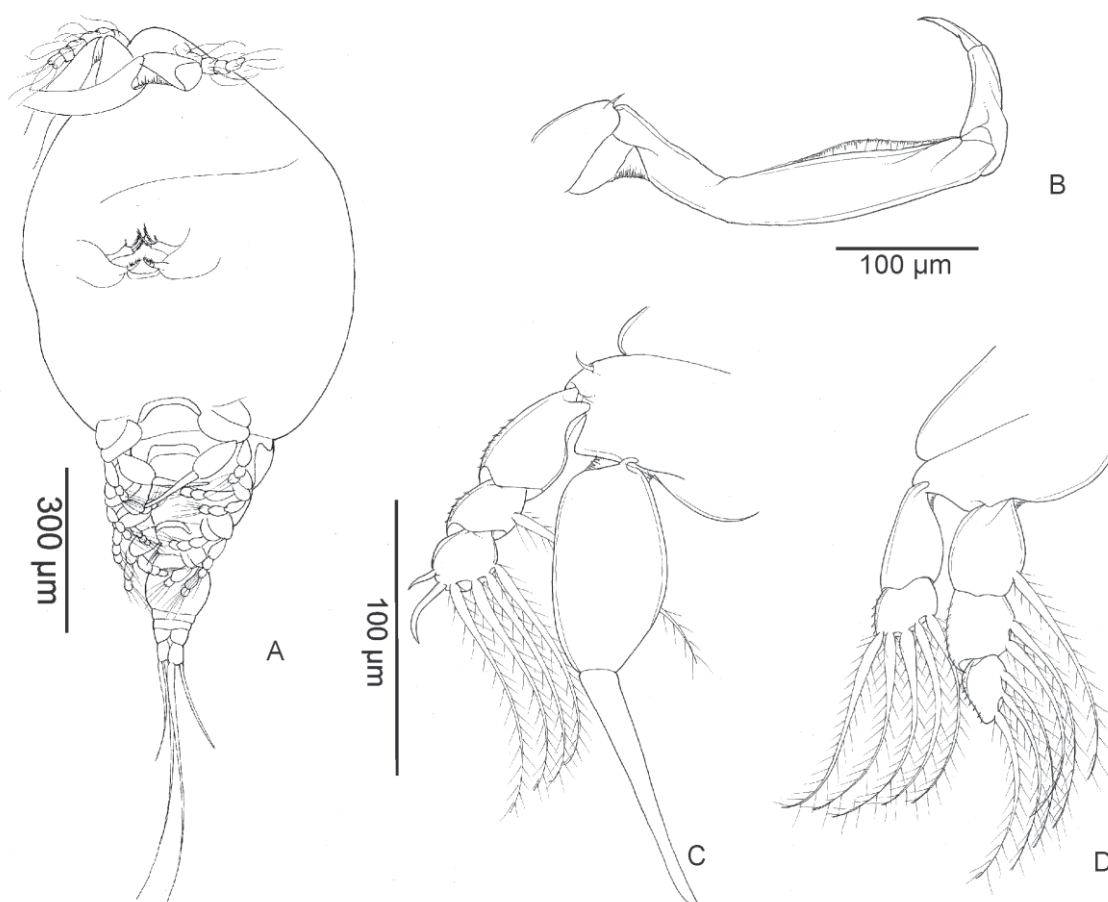


Figura 24: *Miracetyma kawa*. Fêmea adulta: (A) visão ventral; (B) antena; (C) perna 1; (D) perna 4. Fonte: elaborada pela autora.

### *Mugilicola* Tripathi, 1960 Figura 25

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Pescoço pós-oral presente. Antenula com 5 segmentos. Segundo segmento da antena reduzido. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 3 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos; espinhos no terceiro segmento do exopodito

ausentes. Perna 4 completamente ausente. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Mugilicola bulbosus* Tripathi, 1960 das brânquias de *Chelon planiceps* (Valenciennes, 1836) (Mugiliformes).

Ambiente: marinho e águas salobras

Distribuição geográfica das espécies: Índia, Iraque e Sul da África

Tabela 12: Espécies descritas de *Mugilicola* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Mugilicola australiensis</i> Boxshall, 1986	<i>Sillago ciliata</i> Cuvier, 1829
<i>Mugilicola kabatai</i> Piasecki, Khamees & Mhaisen, 1991	<i>Planiliza abu</i> (Heckel, 1843)
<i>Mugilicola smithae</i> Jones J.B. & Hine, 1978	<i>Anguilla mossambica</i> (Peters, 1852)

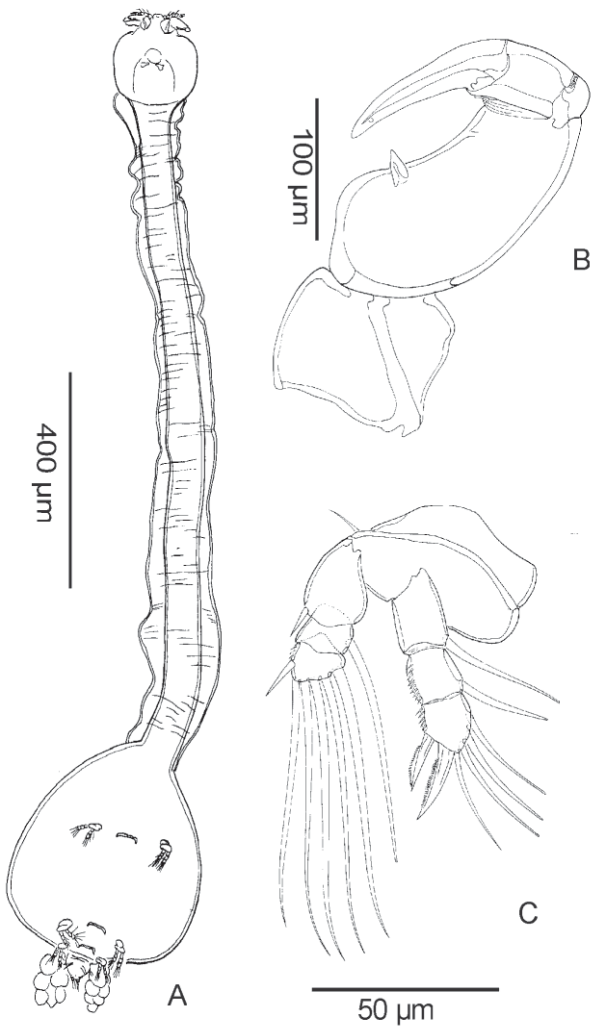


Figura 25: *Mugilicola bulbosus*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão ventral; (B) antena; (C) perna 1 Fonte: El-Rashidy & Boxshall, 2001.

*Neoergasilus* Yin, 1956  
Figura 26

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 6 segmentos. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: exopodito da perna 1 com um grande e saliente espinho; endopodito com 3 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos. Perna 4: exopodito com 1 segmento; endopodito com 2 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Hospedeiro encontrado: *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1816)

Local de infestação: nadadeiras

Espécie tipo: *Neoergasilus japonicus* (Harada, 1930); sinônimo: *Ergasilus japonicus* Harada, 1930 das brânquias de *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) (Cypriniformes).

Ambiente: água doce.

Distribuição geográfica das espécies: Ásia, Europa, Eurásia, Índia, Irã, América do Norte e América do Sul

Tabela 13: Espécies descritas de *Neoergasilus* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Neoergasilus angustus</i> Kim I.H. & Choi, 2003	<i>Zacco platypus</i> (Temminck & Schlegel, 1846)
<i>Neoergasilus bullatus</i> Kim I.H. & Choi, 2003	<i>Zacco platypus</i> (Temminck & Schlegel, 1846)
<i>Neoergasilus ferozepurensis</i> Kumari, Khera & Gupta, 1988	<i>Strongylura strongylura</i> (Van Hasselt, 1829)
<i>Neoergasilus indicus</i> Vankara & Chikkam, 2010	<i>Mastacembelus armatus</i> (Lacépède, 1800)
<i>Neoergasilus kherai</i> Batish & Brar, 1989	<i>Labeo rohita</i> (Hamilton, 1822)
<i>Neoergasilus longispinosus</i> Yin, 1956	<i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844); <i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1846); <i>Parabramis pekinensis</i> (Basilevsky, 1855); <i>Chanodichthys dabryi</i> (Bleeker, 1871); <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Neoergasilus notopteri</i> Kumari, Khera & Gupta, 1988	<i>Notopterus notopterus</i> (Pallas, 1769)
<i>Neoergasilus squaliobarbi</i> (Dogiel & Akmerov, 1952)	<i>Squaliobarbus curriculus</i>
<i>Neoergasilus spinipes</i> (Byrnes, 1986) comb. nov.	<i>Acanthopagrus berda</i> (Forsskål, 1775)

Comentários:

Observadas a morfologia de *Ergasilus spinipes* Byrnes, 1986 foi constatado que a espécie claramente possui as características diagnósticas de *Neoergasilus*, como o forte espinho no terceiro exopodito da perna 1 e a morfologia da antena com o segundo segmento endopodal fortemente curvo. Desta forma, no presente trabalho, sugerimos *N. spinipes* (Burnes, 1986) comb. nov. para *Ergasilus spinipes*.

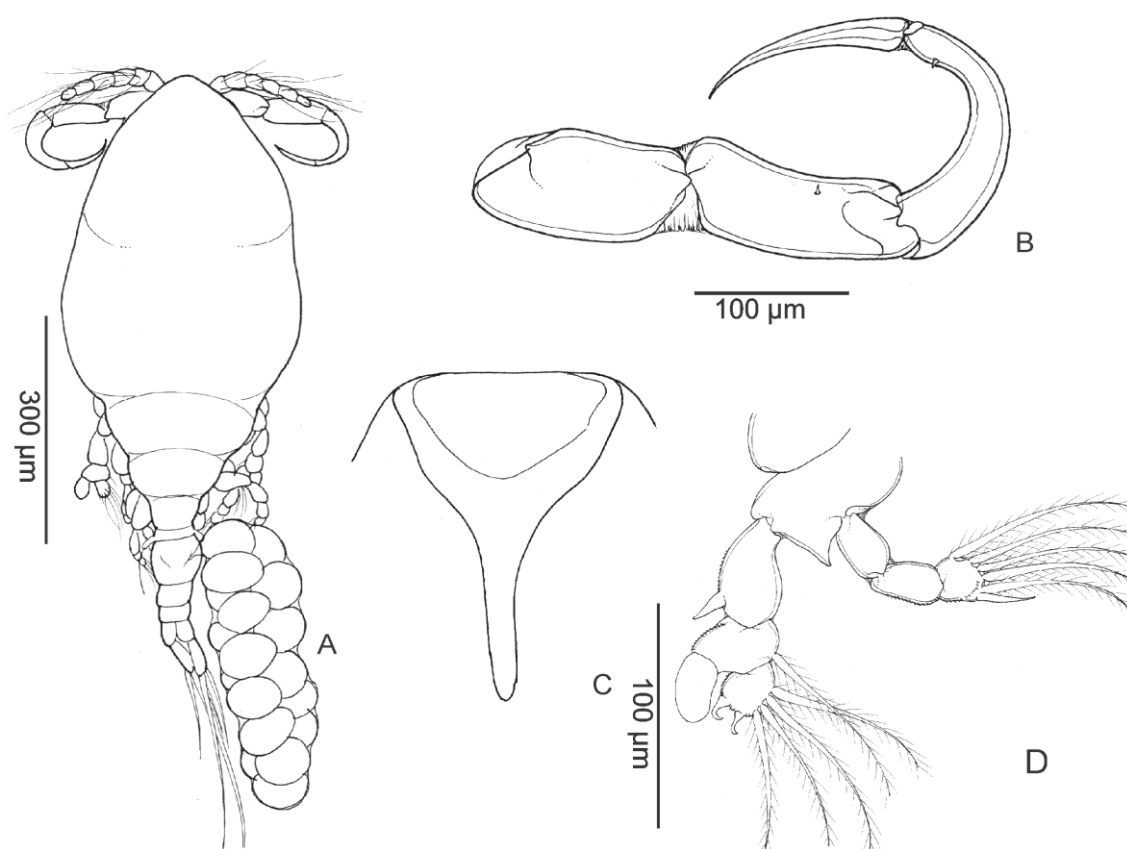


Figura 26: *Neoergasilus japonicus*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) antena; (C) espinho rostral; (D) perna 1. Fonte: elaborada pela autora.

*Nipergasilus* Yamaguti, 1939

Figura 27

Sinônimos: *Ergasiloides* Yamaguti, 1939; Yamagutia, Fryer, 1956

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 6 segmentos. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 3 segmentos, último segmento alongado. Perna 2: endopodito com 3 segmentos; espinhos no terceiro segmento do exopodito ausentes. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 2 segmentos. Perna 5 com 2 segmentos, protopodo e pequeno exopodito. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Nipergasilus bora* (Yamaguti, 1939) das brânquias de *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 (Mugiliformes).

Ambiente: marinho, águas salobras

Distribuição geográfica das espécies: Índia, Japão e Egito

Outras espécies: *Nipergasilus parabora* El-Rashidy & Boxshall, 2000 das brânquias de *Valamugil cunnesius* (Valenciennes, 1836)

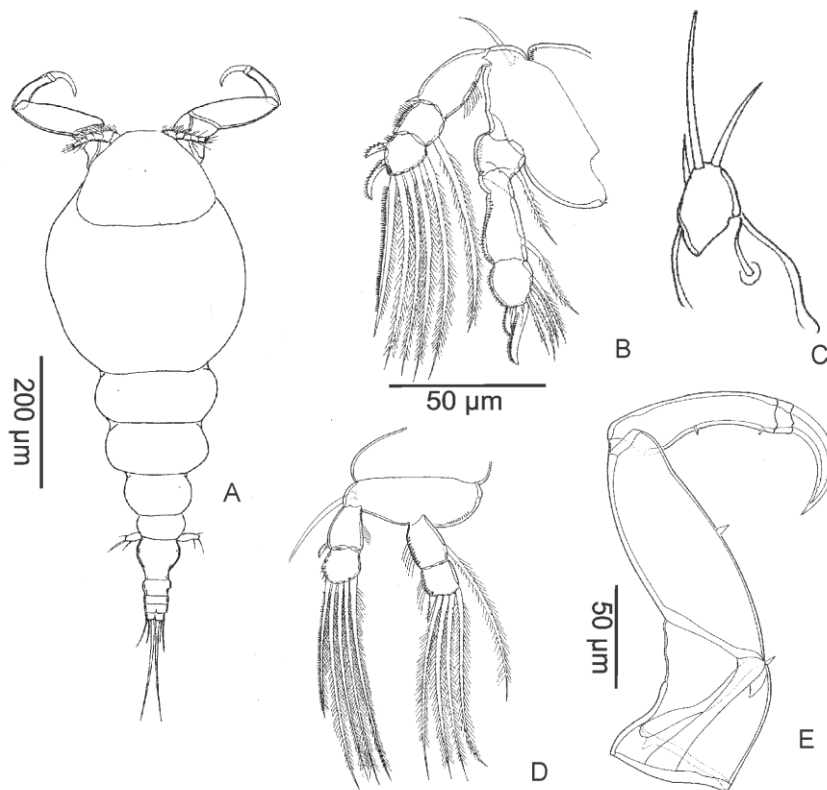


Figura 27: *Nipergasilus parabora*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal, (B) Perna 1, (C) perna 5, (D) perna 4, (E) antena. Fonte: El-Rhasidy & Boxshall, 2000



*Paeonodes* Wilson, 1944

Figura 28

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Pescoço pós-oral presente. Antenula com 5 segmentos. Segundo segmento da antena reduzido. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 3 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos; espinhos no terceiro segmento do exopodito ausentes. Perna 4: exopodito com 1 segmento; endopodito com 2 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Paeonodes exiguus* Wilson, 1944

Hospedeiro não identificado

Ambiente: marinho, águas salobras

Distribuição geográfica das espécies: África e Nova Zelândia

Tabela 14: Espécies descritas de *Paeonodes* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Paeonodes lagunaris</i> Banning, 1974	<i>Sarotherodon melanotheron</i> Rüppell, 1852
<i>Paeonodes nemaformis</i> Hewitt, 1969	<i>Salmo trutta</i> Linnaeus, 1758
<i>Paeonodes subviridis</i> El-Rashidy & Boxshall, 2001	<i>Planiliza subviridis</i> (Valenciennes, 1836)

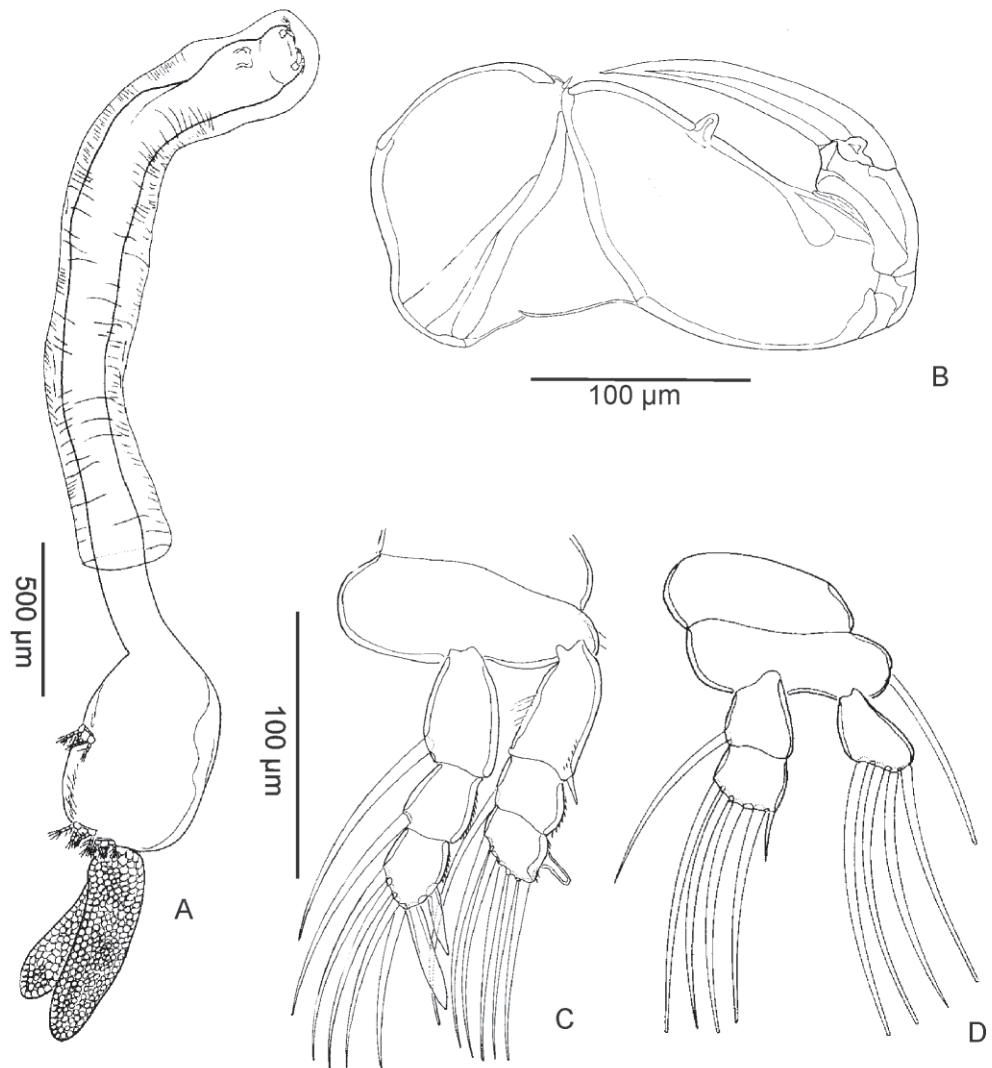


Figura 28: *Paeonodes subviridis*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão lateral, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. Fonte El-Rhashidy & Boxshal, 2001.

### *Paraergasilus* Markevich, 1937

#### Figura 29

Sinônimo: *Trigasilus* Fryer, 1956

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Retroestiletes presente. Antenula com 5 segmentos. Antena terminando em 3 garras curtas. Perna 1: endopodito com 3 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos; espinhos no terceiro segmento do exopodito ausentes. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Paraergasilus rylovi* Markevich, 1937 do bivalve *Anodonta piscinalis* Nilsson, 1823 Unionoida.

Ambiente: águas salobras e doce

Distribuição geográfica das espécies: Japão, Iraque, Lago Malawi (Continente Africano), Índia e Austrália

Tabela 15: Espécies descritas de *Paraergasilus* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Paraergasilus acanthopagri</i> Roubal, 1981	<i>Acanthopagrus australis</i> (Günther, 1859)
<i>Paraergasilus brividigitus</i> Yin, 1954	<i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1846); <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758); <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758; <i>Hemibarbus maculatus</i> Bleeker, 1871; <i>Pelteobagrus ussuriensis</i> (Dybowski, 1872)
<i>Paraergasilus curtus</i> El-Rashidy & Boxshall, 2001	<i>Planiliza macrolepis</i> (Smith, 1846)
<i>Paraergasilus dentatus</i> Ho, Jayarajan & Radhakrishnan, 1992	<i>Glossogobius giuris</i> (Hamilton, 1822)
<i>Paraergasilus dichotomus</i> El-Rashidy & Boxshall, 2001	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758
<i>Paraergasilus inflatus</i> Ho, Khamees & Mhaisen, 1996	<i>Planiliza abu</i> (Heckel, 1843)
<i>Paraergasilus lagoonaris</i> Paperna, 1969	<i>Pellonula leonensis</i> Boulenger, 1916; <i>Sarotherodon melanotheron</i> Rüppell, 1852; <i>Awaous lateristriga</i> (Duméril, 1861)
<i>Paraergasilus longidigitus</i> Yin, 1954	<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758; <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Paraergasilus medius</i> Yin, 1956	<i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1846); <i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844); <i>Elopichthys bambusa</i> (Richardson, 1845); <i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758
<i>Paraergasilus mimus</i> Yin, 1962	
<i>Paraergasilus minutus</i> (Fryer, 1956)	<i>Petrotilapia tridentiger</i> Trewavas, 1935; <i>Tropheops tropheops</i> (Regan, 1922)
<i>Paraergasilus nordmanni</i> Purasjoki & Fagerholm, 1987	<i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758
<i>Paraergasilus platyhoraxis</i> Liu & Wang, 1997	<i>Rhinogobio</i> Bleeker, 1870
<i>Paraergasilus reductus</i> Reddy & Kasaiah, 1994	plâncton
<i>Paraergasilus remulus</i> Cressey & Collette, 1970	<i>Xenentodon cancila</i> (Hamilton, 1822)

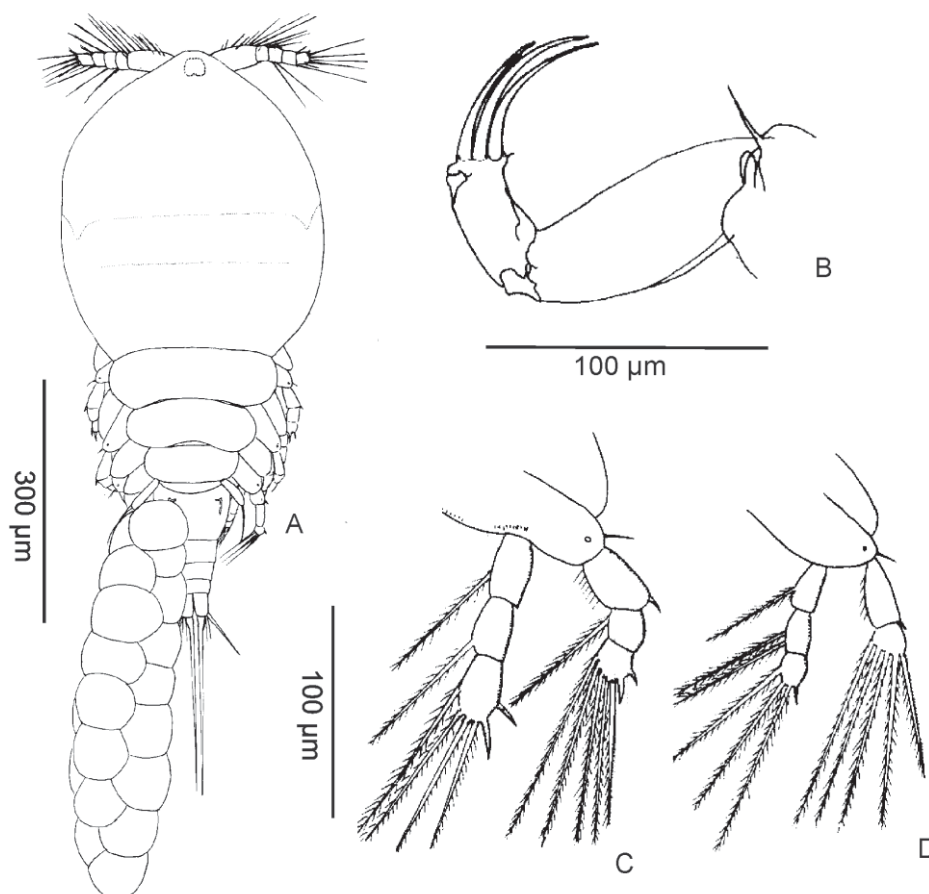


Figura 29: *Paraergasilus rylovi*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. Fonte: Chernysheva & Purasjoki, 1991

### *Pindapixara* Malta, 1995

#### Figura 30

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 6 segmentos. Segundo segmento da antena reduzido. Antena terminando em 1 garra alongada. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos; espinhos no terceiro segmento do exopodito ausentes. Perna 4: exopodito com 1 segmento; endopodito com 2 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos composto por uma única fileira de ovos.

Gênero monotípico: *Pindapixara tarira* Malta, 1995 das brânquias de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Characiformes).

Ambiente: água doce

Distribuição geográfica das espécies: Bacia Amazônica, Brasil

Comentários:

Originalmente *Pindapixara tarira* foi descrita possuindo exopodito da perna 4 com dois segmentos. Ao reexaminar a espécie, nota-se que o exopodito é na verdade composto por um único segmento que apresenta uma constrição na região mediana, caracterizando uma segmentação incompleta.

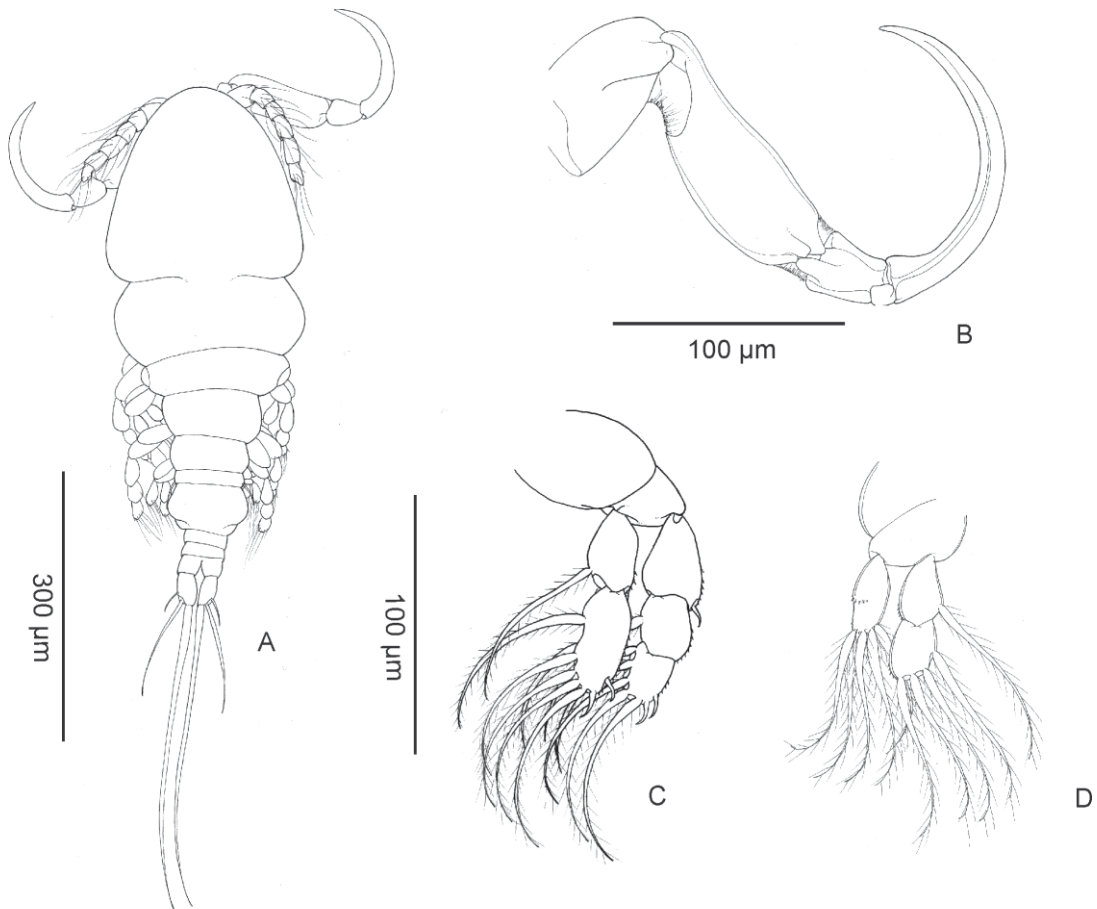


Figura 30: *Pindapixara tarira*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4.

*Prehendorastrus* Boeger & Thatcher, 1990  
Figura 31

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 5 segmentos. Antena quelada, terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos. Perna 4: exopodito com 2

segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Prehendorastrus bidentatus* Boeger & Thatcher, 1990 das brânquias de *Hypophthalmus edentatus* Spix & Agassiz, 1829; *H. fimbriatus* Kner, 1858 (Siluriformes).

Ambiente: água doce

Distribuição geográfica das espécies: Bacia Amazônica, Brasil

Outras espécies: *Prehendorastrus monodontus* Boeger & Thatcher, 1990 das brânquias de *Hypophthalmus edentatus* Spix & Agassiz, 1829; *H. fimbriatus* Kner, 1858

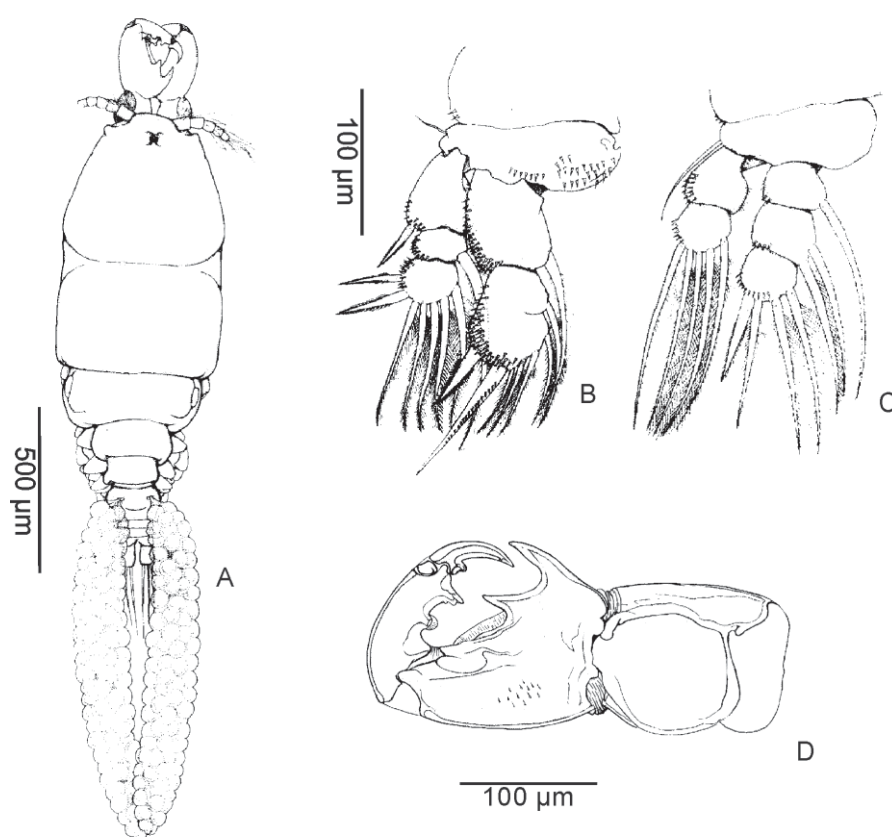


Figura 31: *Prehendorastrus bidentatus*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) perna 1, (C) perna 4, (D) antena. Fonte: Boeger & Thatcher, 1990.

### *Pseudergasilus* Yamaguti, 1926

#### Figura 32

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 6 segmentos. Antena preênsil, terminando em 1 garra curta. Somitos fusionados ou parcialmente fusionados. Perna 1: endopodito com 3 segmentos. Perna 2:

endopodito com 3 segmentos. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 com 1 segmento alocando 1 seta. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Pseudergasilus zacconis* Yamaguti, 1936 das brânquias de *Zacco platypus* (Temminck & Schlegel, 1846) (Cypriniformes).

Ambiente: água doce

Distribuição geográfica das espécies: Japão

Tabela 16: Espécies descritas de *Pseudergasilus* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Pseudergasilus coniformis</i> (Kim & Choi, 2003) comb. nov.	<i>Zacco platypus</i> (Temminck & Schlegel, 1846)
<i>Pseudergasilus parasiluri</i> Yamaguti, 1936	<i>Silurus asotus</i> Linnaeus, 1758
<i>Pseudergasilus scalaris</i> (Markevich, 1940) comb. nov	<i>Silurus asotus</i> Linnaeus, 1758; <i>Siniperca chuatsi</i> (Basilewsky, 1855);

#### Comentários:

O gênero foi proposto por Yamaguti (1936) tendo como diagnose genérica a fusão parcial ou completa dos somitos, além da redução ou ausência da perna 5. Em 2003, Kim & Choi, descreveram *Ergasilus coniformis*, porém, apesar de citaram a semelhança da nova espécie com *P. zacconis*, sugeriram a invalidação do gênero, tendo como argumento que a fusão dos somitos depende do grau de crescimento do espécime; e a ausência da perna 5 não ser exclusividade do gênero. Os autores não levaram em consideração que as descrições são baseadas em fêmeas adultas e ovadas, e a ausência ou redução da perna 5 estar presente na maioria dos gêneros da família. Em 2008, Song et al. realizaram o sequenciamento e análise filogenética baseados em fragmentos 18s e 28s dos gêneros de Ergasilidae presentes na China, dentre eles estavam *P. parasiluri* e *E. scalaris*. Diferentemente da análise resultante de 18s, a filogenia baseada em 28s mostra as duas espécies em um único clado, como espécies irmãs.

Baseada nas características genéricas e análise filogenética de 28s, sugerimos a revalidação de *Pseudergasilus* e a realocação de *E. scalaris* e *E. coniformis* ao gênero, dadas as suas características morfológicas.



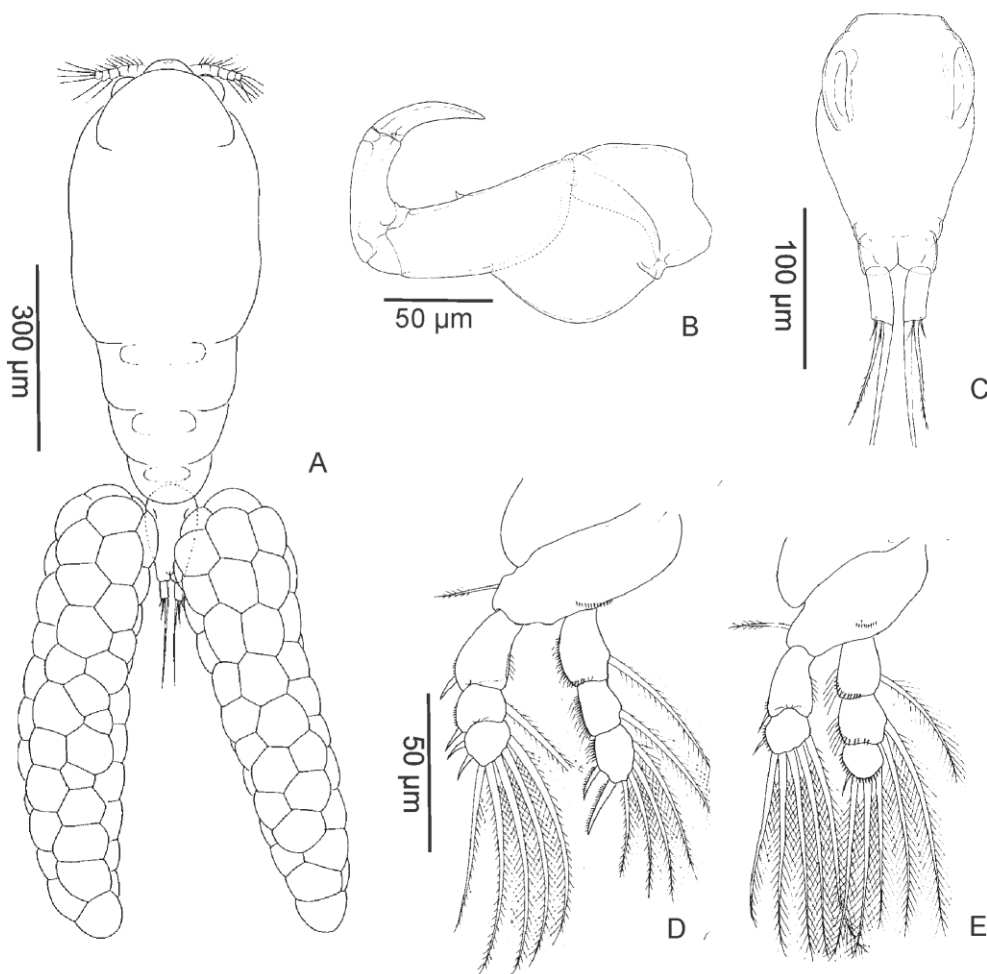


Figura 32: *Pseudergasilus coniformis* (Kim & Choi, 2003) comb. nov. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta (A) visão dorsal; (B) antena; (C) urossomo; (D) perna 1; (E) perna 4. Fonte: Kim & Choi, 2003.

*Pseudovaigamus* Amado, Ho & Rocha, 1995  
Figura 33

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Espinho rostral presente. Retroestiletes simples presentes. Antenula com 6 segmentos. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos; sem espinhos. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 com 1 segmento alocando duas setas. Saco de ovos composto por uma única fileira de ovos.

Espécie tipo: *Pseudovaigamus spinicephalus* (Thatcher & Robertson B.A., 1984) das fossas nasais de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Characiformes).

Ambiente: água doce

Distribuição geográfica das espécies: Bacia Amazônica, Brasil

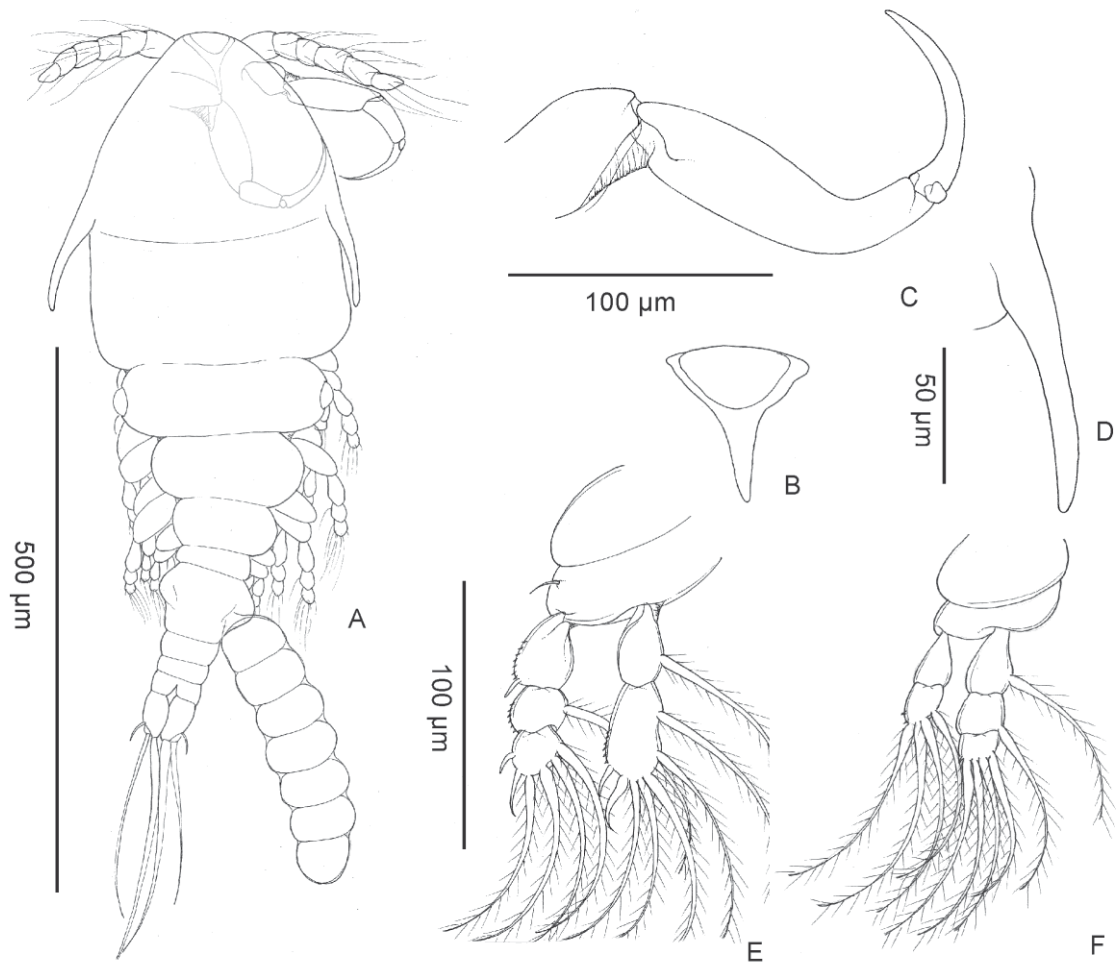


Figura 33: *Pseudovaigamus spinicephalus*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) espinho rostral, (C) antena, (D) retrestilete, (E) perna 1, (F) perna 4. Fonte: elaborada pela autora.

*Rhinergasilus* Boeger & Thatcher, 1988

Figura 34

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 5 segmentos. Segundo segmento da antena reduzido. Antena terminando em 1 garra alongada. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos. Perna 4 reduzida a uma seta. Perna 5 com 1 segmento alocando duas setas. Saco de ovos composto por uma única fileira de ovos.

Gênero monotípico: *Rhinergasilus piranhus* Boeger & Thatcher, 1988 das brânquias de *Pygocentrus nattereri* Kner, 1858 (Characiformes).

Ambiente: água doce

Distribuição geográfica das espécies: Bacia Amazônica e alto Rio Paraná, Brasil

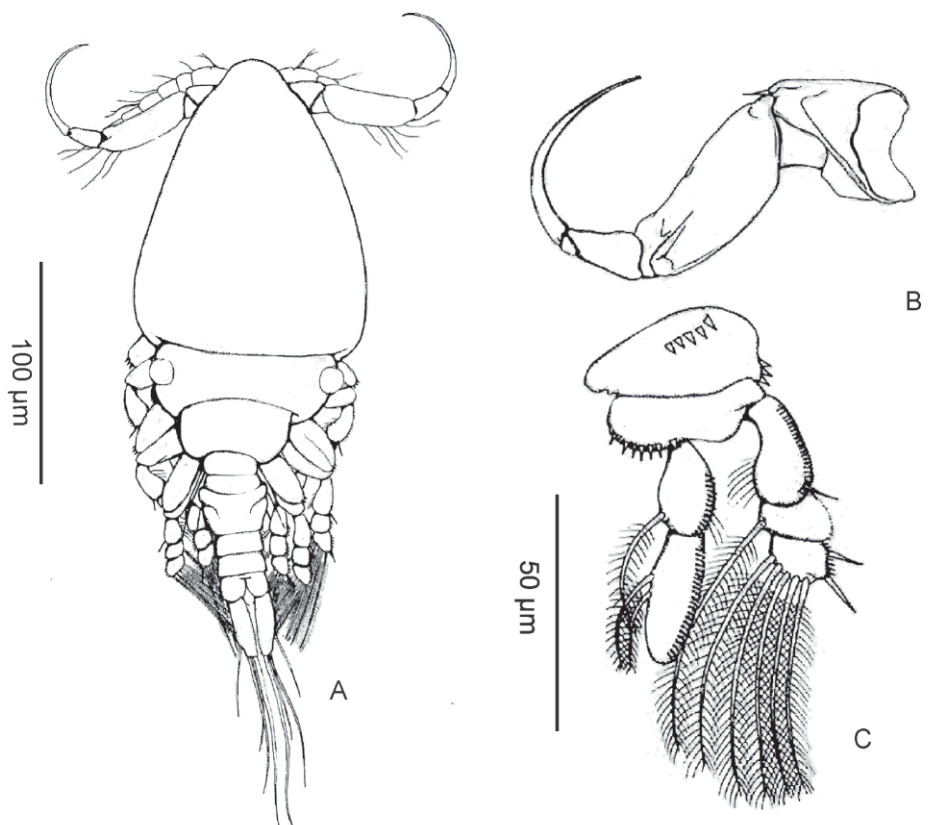


Figura 34: *Rhinergasilus piranhus*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1. Fonte: Boeger & Thatcher, 1988

Sinergasilus Yin, 1949

Figura 35

Sinônimo: *Pseudergasilus* Yamaguti, 1936 partim

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 6 segmentos. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 3 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 com 2 segmentos, protopodo e pequeno exopodito. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Sinergasilus lienii* Yin, 1949 aceito como *Sinergasilus polycolpus* (Markevich, 1940) das brânquias de *Aristichthys nobilis* (Richardson, 1845), *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) (Cypriniformes).

Ambiente: água doce

Distribuição geográfica das espécies: região leste do continente asiático

Tabela 17: Espécies descritas de *Sinergasilus* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Sinergasilus major</i> (Markevich, 1940)	<i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844); <i>Elopichthys bambusa</i> (Richardson, 1845); <i>Squaliobarbus curriculus</i> (Richardson, 1846)
<i>Sinergasilus undulatus</i> (Markevich, 1940)	<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758; <i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)

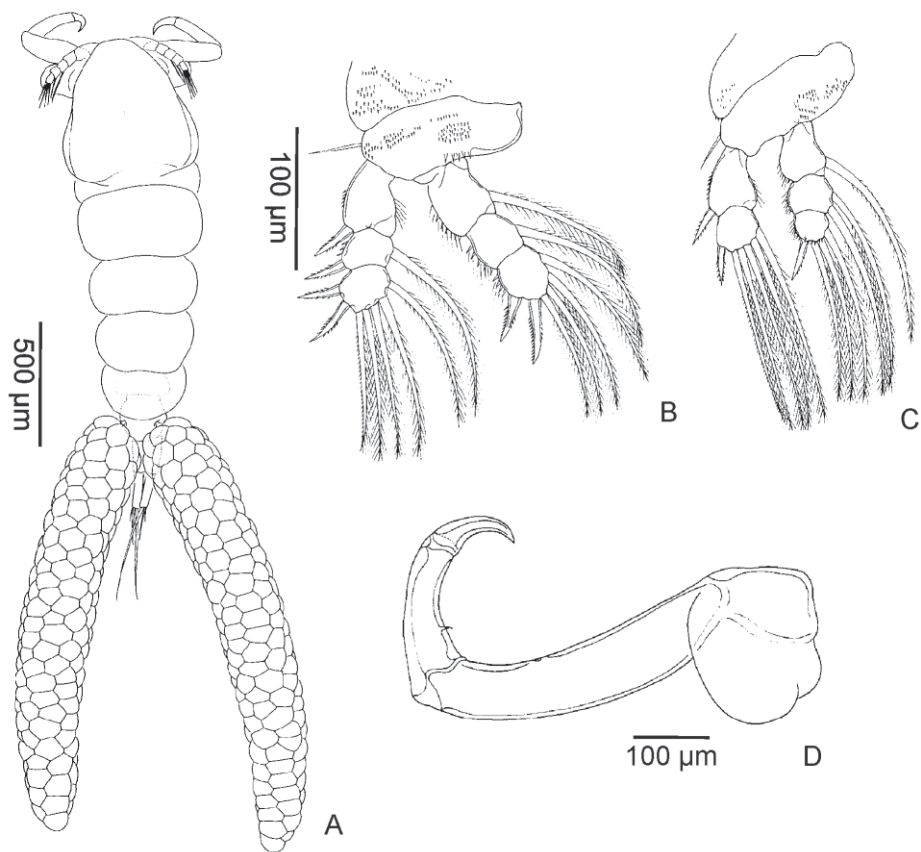


Figura 35: *Sinergasilus undulatus*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 4. Fonte: Kim & Choi, 2003.

*Teredophilus* Rancurel, 1954  
 Figura 36

Sinônimo: *Ergasiluxulus* Harding, 1964

Diagnose genérica: Prossoma inflado. Antenula com 5 segmentos. Segundo segmento da antena reduzido. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 3 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos, espinhos no endopodito ausentes; espinhos no terceiro segmento do exopodito ausentes. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 ausente. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Teredophilus renicola* Rancurel, 1954 do pericárdio do bivalve *Teredo senegalensis* Blainville, 1824 (Myoida).

Ambiente: marinho, águas salobras

Distribuição geográfica das espécies: Porto de Honolulu, Hawaií

Outras espécies: *Teredophilus inflatus* (Harding, 1964) do pericárdio de *Congerina africana* (van Beneden)

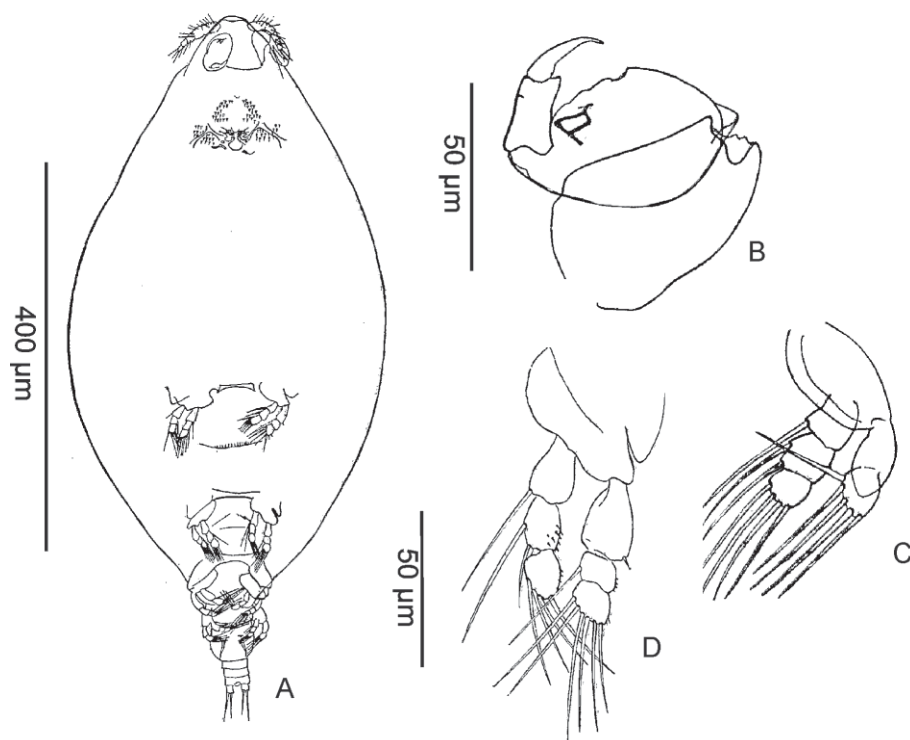


Figura 36: *Teredophilus renicola*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão ventral, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. Fonte: Rancurel, 1954.

*Therodamas* Kroyer, 1863  
Figura 37

Sinônimo: *Amazonicopeus* Thatcher, 1986

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Pescoço pré-oral presente. Antenula com 5 segmentos. Segundo segmento da antena reduzido. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos, espinhos no terceiro segmento ausentes. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Therodamas serrani* Krøyer, 1863 das brânquias de *Serranus* sp. (Perciformes).

Ambiente: marinho, águas salobras e doce

Distribuição geográfica das espécies: Região Neotropical (Sul do Brasil, Bacias Amazônica e do Rio Paraná), Antilhas Dinamarquesas (Caribe) e Panamá.

Tabela 18: Espécies descritas de *Therodamas* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Therodamas dawsoni</i> Cressey, 1972	<i>Dactyloscopus amnis</i> Miller & Briggs, 1962
<i>Therodamas elongatus</i> (Thatcher, 1986)	<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)
<i>Therodamas fluviatilis</i> Paggi, 1977	<i>Paralichthys orbignyanus</i> (Valenciennes, 1839)
<i>Therodamas frontalis</i> El-Rashidy & Boxshall, 2001	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758
<i>Therodamas mexicanus</i> Suárez-Morales, Santana-Pineros & González-Solís, 2008	<i>Centropomus robalito</i> Jordan & Gilbert, 1882
<i>Therodamas serrani</i> Krøyer, 1863	<i>Serranus</i> sp.
<i>Therodamas sphyricephalus</i> Thomsen, 1949	<i>Genidens barbatus</i> (Lacepède, 1803)

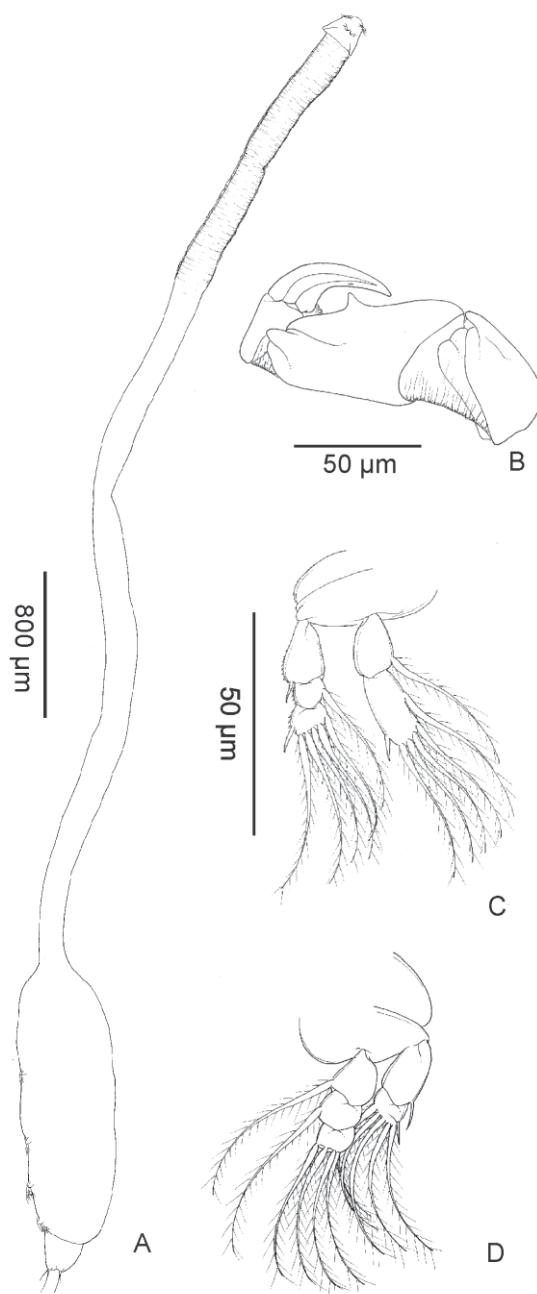


Figura 37: *Therodamas elongatus*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão lateral, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. Fonte: elaborada pela autora.

*Thersitina* Nordmann, 1905  
Figura 38

Sinônimos: *Diergasilus* Do, 1981; *Thersites* Pagenstecher, 1861

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 5 segmentos. Segundo segmento da antena reduzido. Antena terminando em 2 garras curtas.



Perna1: endopodito com 3 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos; espinhos no terceiro segmento ausentes. Perna 4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 3 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Espécie tipo: *Thersitina gasterostei* (Pagenstecher, 1861) das brânquias de *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 (Gasterosteiformes).

Ambiente: águas salobras e doce

Distribuição geográfica das espécies: Japão

Tabela 19: Espécies descritas de *Thersitina* e seus hospedeiros

Outras espécies	Hospedeiros
<i>Thersitina inopinata</i> Percival, 1937	plâncton
<i>Thersitina kasaharai</i> (Do, 1981)	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758

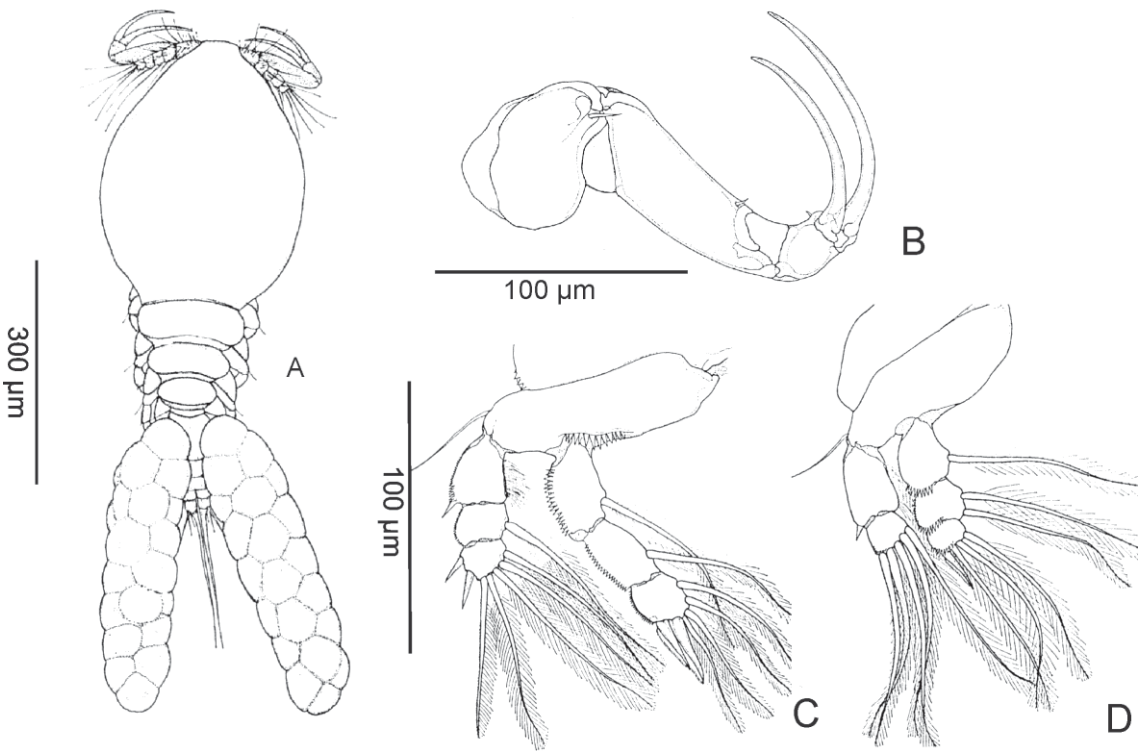


Figura 38: *Thersitina kasaharai*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. Fonte: Do, 1981.

*Tiddergasilus* Marques & Boeger, 2018  
Figura 39

*Sinônimo: Ergasilus* von Nordmann, 1832

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 6 segmentos. Antena preênsil, robusta, terminando em 1 garra curta com recuo subproximal. Segundo segmento da antena reduzido. Perna 1: endopodito1 com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos. Perna4: exopodito com 2 segmentos; endopodito com 2 segmentos. Perna 5 com 1 segmento alocando 1 seta. Saco de ovos com múltiplas fileiras de ovos.

Gênero monotípico: *Tiddergasilus iheringi* (Tidd, 1942) das brânquias de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Characiformes).

Ambiente: água doce

Distribuição geográfica das espécies: Nordeste do Brasil.

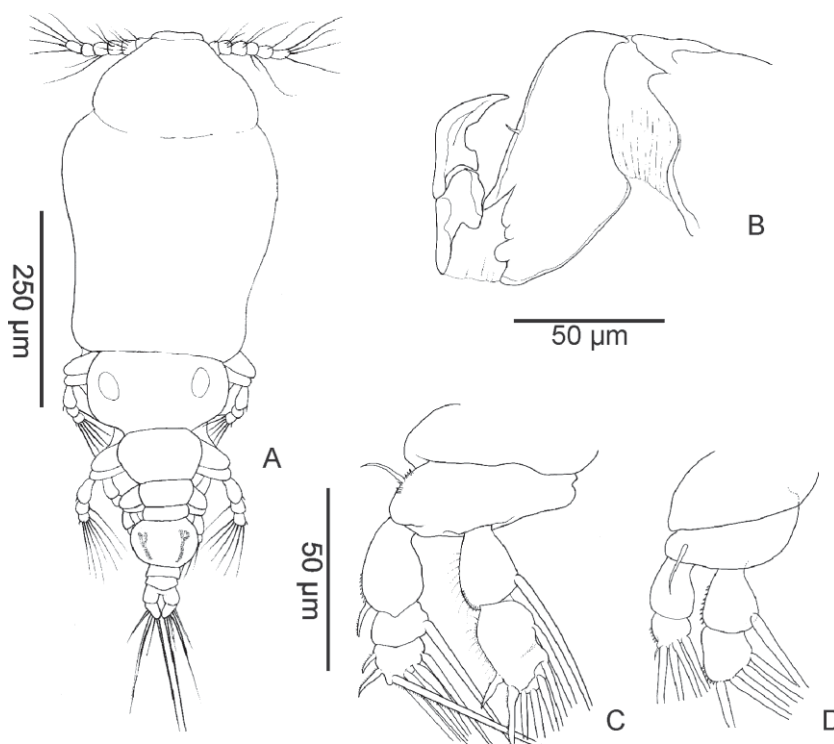


Figura 39: *Tiddergasilus iheringi*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1, (D) perna 4. Fonte: Marques & Boeger, 2018.

*Urogasilus* Rosim, Boxshall & Ceccarelli, 2013  
Figura 40

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Antenula com 5 segmentos. Segundo segmento da antena reduzido. Antena terminando em 1 garra curta. Garra curta. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 2 segmentos; espinhos no endopodito ausentes; espinhos no terceiro segmento do exopodito ausentes. Perna 4 reduzida a uma seta. Perna 5 ausente. Segmento genital longo. Saco de ovos composto por uma única fileira de ovos.

Espécie tipo: *Urogasilus brasiliensis* Rosim, Boxshall & Ceccarelli, 2013 das brânquias de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Characiformes).

Ambiente: água doce

Distribuição geográfica das espécies: Bacia do Rio Araguaia, Norte do Brasil.

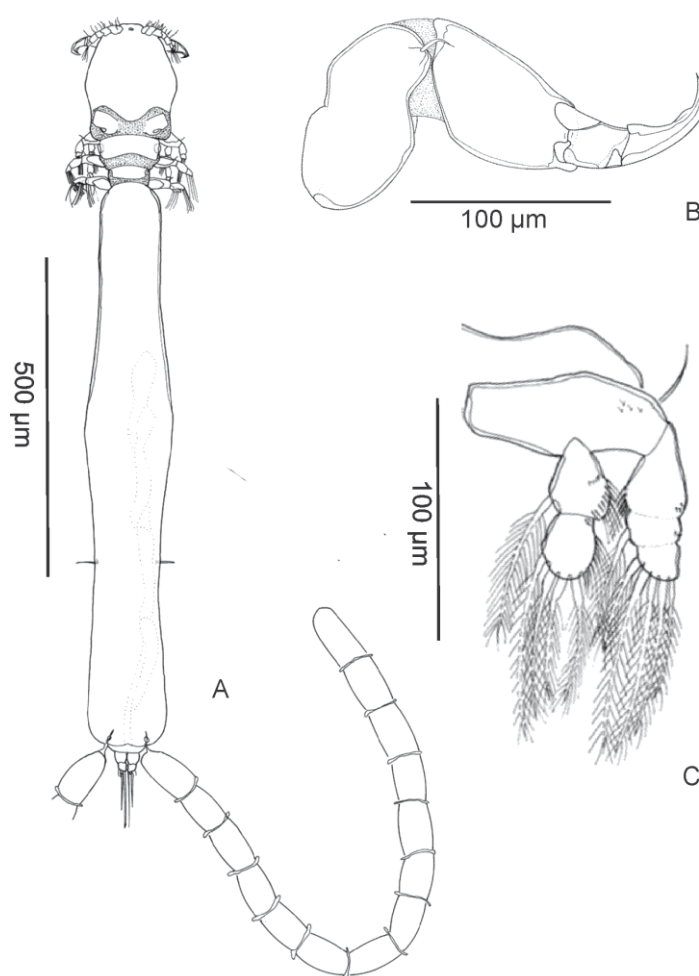


Figura 40: *Urogasilus brasiliensis*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta. (A) visão dorsal, (B) antena, (C) perna 1. Fonte: Rosim, Boxshall & Ceccarelli, 2013.

*Vaigamus* Thatcher & Robertson, 1984  
Figura 41

Diagnose genérica: Prossoma não inflado. Espinho rostral presente. Retroestiletes simples presentes. Antenula com 6 segmentos. Antena terminando em 1 garra curta. Perna 1: endopodito com 2 segmentos. Perna 2: endopodito com 3 segmentos. Perna 4: exopodito com 1 segmento; endopodito com 2 segmentos. Perna 5 com 1 segmento. Saco de ovos composto por uma única fileira de ovos.

Hospedeiro encontrado: *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)

Local de infestação: brânquias

Espécie tipo: *Vaigamus retrobarbatus* Thatcher & Robertson B.A., 1984

Ambiente: água doce

Distribuição geográfica da espécie: Bacia Amazônica e Região Pantaneira, Brasil

Comentários:

*Vaigamus retrobarbatus*, foi descrito de amostras de zôoplancton coletadas da Bacia do Rio Amazonas. Pela primeira vez foi encontrado em um hospedeiro, *Hoplias malabaricus*. Ao contrário dos demais representantes de vaigamideos que tem como local de infestação as narinas, *V. retrobarbatus* foi encontrado parasitando as brânquias de seu hospedeiro.

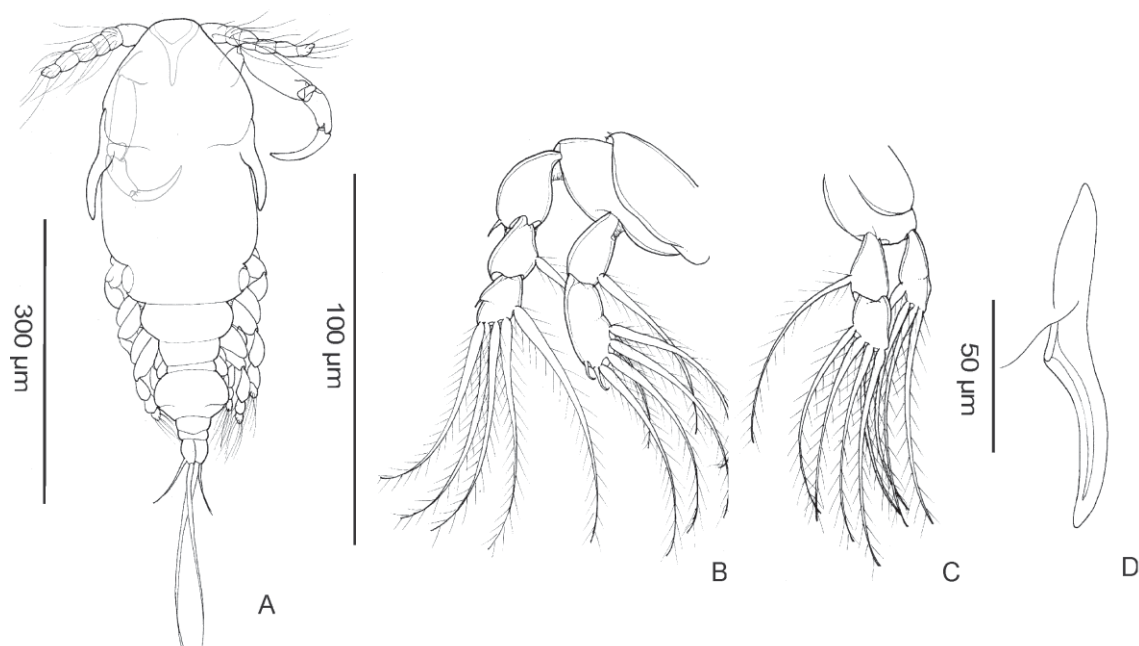


Figura 41: *Vaigamus retrobarbatus*. Principais características diagnósticas. Fêmea adulta: (A) visão dorsal; (B) perna 1; (C) perna 4; (D) retroestilete. Fonte: elaborada pela autora.

- *Chave de Identificação*

Chave de identificação - gêneros

**Crustacea: Maxillopoda: Copepoda: Cyclopoida: Ergasilidae: Gênero**

1.	Antenula com 6 segmentos;.....	2
	Antenula com 5 segmentos;.....	18
2(1).	Antena preênsil; .....	3
	Antena chelada; ..... <i>Abergasilus amplexus</i> Hewitt, 1978	
3(2).	Garra curta; .....	4
	Garra alongada (Fig. 44B-C);.....	17
4(3).	Retroestiletes ausente; saco de ovos com multiplas fileiras de ovos;.....	5
	Retroestiletes presente; saco de ovos composto por uma única fileira de ovos; .....	14
5(4).	Endopodito da perna 1 tri-segmentado; .....	6
	Endopodito da perna 1 bi-segmentado; .....	10
6(5).	Endopodito da perna 4 tri-segmentado; .....	7
	Endopodito da perna 4 bi-segmentado; .....	9
7(6).	sem membrana cuticular; Processo digitiforme ao final do uropode ausente; Espinhos no terceiro segmento do exopodito da perna 2 presentes .....	8

- recoberta por membrana cuticular; Processo digitiforme ao final do uropode presente;  
Espinhos no terceiro segmento do exopodito da perna 2 ausentes.... *Dermoergasilus*
- 8(7). Perna 5 com 2 segmentos, protopodo e pequeno exopodo..... *Sinergasilus*  
Perna 5 com 1 segmento alocando 1 seta ..... *Pseudergasilus*
- 9(6). Espinho rostral ausente; exopodito da perna 4 bi-segmentado; Perna 5 com 2  
segmentos, protopodo e pequeno exopodo; segundo segmento endopodal da perna  
1 alongado, afiando posteriormente ..... *Nipergasilus*  
Espinho rostral presente; exopodito da perna 4 com 1 segmento; Perna 5 com 1  
segmento, alocando duas setas; Segundo segmento endopodal da perna 1 normal ....  
..... *Neoergasilus*
- 10(5). Perna 4 birrame; espinhos no terceiro segmento endopodal da perna 2 presentes; ... 11  
Perna 4 completamente ausente; espinhos no terceiro segmento endopodal da perna 2  
ausentes; ..... Gen. n. 1
- 11(10). Endopodito da perna 4 tri-segmentado; antena normal (Fig. 45A); ..... 12  
Endopodito da perna 4 bi-segmentado; antena robusta; segundo segmento da antena  
reduzido; ..... 13
- 12(11). Seta falciforme presente, podendo ter sido perdida; ..... Gen. n. 3  
Seta falciforme ausente; ..... *Ergasilus*
- 13(11). Perna 5 com 1 segmento alocando 1 seta; garra com recuo subproximal (Fig. 32K); .....  
..... *Tiddergasilus iheringi* (Tidd, 1942)
- 14(4). Antena terminando em 2 garras (Fig. 45E); ..... *Gamidactylus*  
Antena terminando em 1 garra (Fig. 45A); ..... 15  
Antena terminando em 1 garra, mais um pequeno espinho lateral; ..... 16
- 15(14). Endopodito da perna 4 tri-segmentado; exopodito da perna 4 bi-segmentado; espinhos  
no terceiro segmento endopodal da perna 2 ausentes .....  
..... *Pseudovaigamus spinicephalus* (Thatcher & Robertson, 1984)  
Endopodito da perna 4 bi-segmentado; exopodito da perna 4 com 1 segmento;  
Espinhos no terceiro segmento endopodal da perna 2 presentes .....  
..... *Vaigamus retrobarbatus* Thatcher & Robertson, 1984
- 16(14). Perna 5 com 1 segmento, alocando duas setas ..... *Neovaigamus*  
Perna 5 com 2 segmentos, protopodo e pequeno exopodo ..... Gen. n. 2
- 17(3). Perna 4 birrame; segundo segmento da antena reduzido; espinhos no terceiro  
segmento do exopodito da perna 2 ausentes ..... *Pindapixara tarira* Malta, 1995  
Perna 4 completamente ausente; segundo segmento da antena ausente; espinhos no  
terceiro segmento do exopodito da perna 2 presentes ..... *Brasergasilus*
- 18(1). Antena preênsil, ..... 19  
Antena chelada (Figs. 44D-F); ..... *Prehendorastrus*
- 19(18). Endopodito da perna 1 tri-segmentado; ..... 20  
Endopodito da perna 1 bi-segmentado; ..... 24
- 20(19). Pescoço pós-oral ausente; ..... 21  
Pescoço pós-oral presente; ..... 23
- 21(20). Antena terminando em 3 garras; ..... *Paraergasilus*  
Antena terminando em 2 garras; ..... *Thersitina*  
Antena terminando em 1 garra; ..... 22

- 22(21). Pescoço pré-oral ausente; perna 5 ausente; espinhos no terceiro segmento endopodal da perna 2 ausentes; prossoma inflado ..... *Teredophilus*  
 Pescoço pré-oral presente; perna 5 com 1 segmento, alocando duas setas; espinhos no terceiro segmento endopodal da perna 2 presentes; prossoma não inflado.....  
 .....*Majalincola buthi* Tang & Kalman, 2008
- 23(20). Perna 4 birrame; ..... *Paeonodes*  
 Perna 4 completamente ausente; ..... *Mugilicola*
- 24(19). Trava na antena ausente; sem membrana cuticular; ..... 25  
 Trava na antena presente (Fig. 44H;45E); recoberta por membrana cuticular; ..... 30
- 25(24). Pescoço pré-oral ausente; .....26  
 Pescoço pré-oral presente; ..... *Therodamas*
- 26(25). Garra curta; ..... 27  
 Garra alongada (Fig. 44B);..... *Rhinergasilus piranhus* Boeger & Thatcher, 1988
- 27(26). Retroestiletes ausente;..... 28  
 Retroestiletes presente; ..... 29
- 28(27). Perna 4 birrame; perna 5 com 1 segmento, alocando duas setas; antena normal;  
 segundo segmento da antena normal; garra com projeção em formato de anzol (Fig. 45C); .....  
 ..... *Gauchergasilus euripedese* (Montú, 1980)  
 Perna 4 reduzida a uma seta; perna 5 ausente; antena robusta; segundo segmento da antena reduzido; segundo segmento da antena reduzido segmento genital extremamente longo (Fig 47D);...*Urogasilus brasiliensis* Rosim, Boxshall & Ceccarelli, 2013
- 29(27). Antena terminando em 2 garras; espinho rostral presente; retroestiletes duplo (Fig. 42C); primeiro segmento da antena sem espinhos.....  
 ..... *Gamispatulus schizodontis* Thatcher & Boeger, 1984  
 Antena terminando em 1 garra; espinho rostral ausente; eetroestiletes simples; primeiro segmento da antena com diversos espinhos na margem interna .....  
 ..... *Gamispinus diabolicus* Thatcher & Boeger, 1984
- 30(24). Segundo segmento endopodal da perna 1 normal ..... *Acusicola*  
 Segundo segmento endopodal da perna 1 longo e fino, sem setas ou espinhos (Fig. 46C); .....  
 ..... *Miracetyma*  
 Segundo segmento endopodal da perna 1 sem setas ou espinhos, terminando em três pequenos espinhos (Fig. 46B); .*Amplexibranchius bryconis* Thatcher & Paredes, 1985

### **Crustacea: Maxillopoda: Copepoda: Cyclopoida: Ergasilidae: *Acusicola*: Espécies**

1. Ramo caudal possuindo uma seta longa, duas medianas e uma curta (Fig. 47A);..... 2  
 Ramo caudal possuindo uma seta longa, uma mediana e uma curta (Fig. 47B); .....4  
 Ramo caudal possuindo uma seta longa e duas curtas (Fig. 47C); .....  
 ..... *Acusicola spinulosa* Amado & Rocha, 1996

[Brasil: Amazonas, José Açu Lake]

- Ramo caudal possuindo duas setas longas, uma mediana e uma curta; ..... 6



- 2(1). Cefalotórax oblongo (Fig. 43A); ..... 3  
 2' Cefalotórax globoso (Fig. 43C);.....*Acusicola joturicola* El-Rashidy & Boxshall, 1999  
 [Panama: Lagoa Chiriqui]
- 3(2) Cefalotórax e primeiro somito completamente fusionados (Fig. 42G); somito anal com par de sensilla na face dorsal;.....*Acusicola spinuloderma* El-Rashidy & Boxshall, 1999  
 [Honduras: Rio Tulito]
- 3' Cefalotórax e primeiro somito parcialmente fusionado (Fig. 42F); somito anal sem sensilla; coxobase sem seta; .....*Acusicola mazatlanensis* El-Rashidy & Boxshall, 1999  
 [Mexico: Mazatlan]
- 4(1) Somitos abdominais com espínulas nas margens postero-ventral; primeiro segmento endopodal da antena sem ornamentação;.....*Acusicola tucunarensis* Thatcher, 1984  
 [Brasil: Amazonas]  
 Somito abdominal sem ornamentação; primeiro segmento endopodal da antena com um sensillum; .....5
- 5(4) Ramo caudal com espínulas na face ventral;.....*Acusicola lycengraulidis* Thatcher & Boeger, 1993  
 [Brasil: Pará, Rio Tocantins]
- 5' Ramo caudal sem ornamentação; ..... *Acusicola pellonidis* Thatcher & Boeger, 1983  
 [Brasil: Manaus, Rio Amazonas]
- 6(1) Cefalotórax e primeiro somito parcialmente fusionados (Fig. 42F); segmento genital com espínulas na face ventral e margens postero-lateral;.....*Acusicola cunula* Cressey, 1970  
 [Brasil: Amazonas, Porto do Moz]  
 Cefalotórax e primeiro somito não fusionados (Fig. 42E); face ventral do somito genital sem ornamentação; .....*Acusicola rogeri* Amado e Rocha, 1996  
 [Guatemala: El Quiche, Rio La Passion]  
 Cefalotórax oblongo (Fig. 43A), parcialmente fusionado com primeiro somito; cefalossoma sem projeção; somito genital com espínulas nas margens postero-lateral; .....*Acusicola paracunula* Amado & Rocha, 1996  
 [Brasil: Amazonas]  
 Cefalotórax quadrangular (Fig. 43B), completamente fusionado com primeiro somito (Fig. 42G); cefalossoma com projeção anterior; somito genital ornamentado com espínulas; ....*Acusicola rotunda* Amado & Rocha, 1996  
 [Brasil: Amazonas, Rio Solimões]

**Crustacea: Maxillopoda: Copepoda: Cyclopoida: Ergasilidae: *Brasergasilus*:  
 Espécies**

1. Garra com formato de anzol (Fig. 45C);..... 2  
 1' Garra com barbelo distal (Fig. 45B); .....

- .....*Brasergasilus bifurcatus* Santos, Thatcher & Brasil-Sato, 2007
- [Brasil: Minas Gerais, Rio São Francisco]
- 1'' Garra terminando com ponta afilada (Fig. 45A); ..... 3
- 2(1) Exopodito da perna 3 terminando com 1 espinho e 6 setas; .....  
..... *Brasergasilus mamorensis* Varella & Malta, 2001
- [Brasil: Rondônia, Rio Mamoré]
- 2' Exopodito da perna 3 terminando com 5 setas, sem espinhos (Fig. 46F); .....  
..... *Brasergasilus guaporensis* Malta, 1995
- [Brasil: Rondônia]
- 3(1) Exopodito da perna 3 terminando com 1 espinho e 6 setas; comprimento do cefalotórax com o dobro de sua largura; ..... *Brasergasilus oranus* Thatcher & Boeger, 1985
- [Brasil: Amazonas, Rio Amazonas]
- 3' Exopodito da perna 3 terminando com 6 setas, sem espinhos; comprimento do seu cefalotórax menor que o dobro de sua largura; ..... 4
- 4(3) Primeiro segmento endopodal da antena com sensilla; .....  
..... *Brasergasilus jaraquensis* Thatcher & Boeger, 1983
- [Brasil: Amazonas, Manaus]
- 4' Primeiro segmento endopodal da antena sem sensilla; .....  
..... *Brasergasilus anodus* Thatcher & Boeger, 1983
- [Brasil: Pará, Rio Tocantins]

**Crustacea: Maxillopoda: Copepoda: Cyclopoida: Ergasilidae: *Gamidactylus*:  
Espécies**

1. Retroestiletes excedendo as margens posteriores do cefalotórax (Fig. 42B); ..... 2
- 1' Retroestiletes atingindo as margens posteriores do cefalotórax (Fig. 42A); ..... 3
- 2(1). Espinho no segundo segmento da antena presente; .....  
..... *Gamidactylus bryconis* Varella, 1995
- [Brasil: Rondônia, Rio Jamari; Rio Mamoré]
- 2' Espinho no segundo segmento da antena ausente; .....  
..... *Gamidactylus hopliis* Varella & Varella, 1996
- [Brasil: Rondônia, Rio Pacaás Novos]
- 3(1). Espinho no segundo segmento da antena presente; exopoditos das pernas 1-3 apresentando um espinho no primeiro segmento (Fig. 46D); .....  
..... *Gamidactylus jaraquensis* Thatcher & Boeger, 1984
- [Brasil: Amazonas, Rio Amazonas]

- 3' Espinho no segundo segmento da antena ausente; exopoditos das pernas 1-3 sem espinho no primeiro segmento; .....  
 ..... *Gamidactilus piranhus* Thatcher, Santos & Brasil-Sato, 2008

[Brasil: Minas Gerais, Rio São Francisco]

## Crustacea: Maxillopoda: Copepoda: Cyclopoida: Ergasilidae: Gen. n. 3: Espécies

1.

- 1' Pseudooperculum anal ausente; ..... 2  
 Pseudooperculum anal presente; ..... Gen. n. 3 *turkayi* Marques, Clebsh & Boerger, 2017

- 2(1) Terceiro segmento exopodal da perna 1 com uma seta pectinada e quatro setas plumosas (Fig. 34H); ..... 2

- 2' Terceiro segmento exopodal da perna 1 sem seta pectinada, com cinco setas plumosas; ..... 14

- 3(2) Espinhos distal do exopodito da perna 1 ornamentados com espínulas; ..... 3

- 3' Espinhos distal do exopodito da perna 1 sem ornamentação; ..... 9

- 3'' Espinhos distal do exopodito da perna 1 ornamentado com membrana; segundo endopodito da perna 1 com espínulas em formato de rosácea; .....  
 ..... Gen. n. 3 *trygonophilus* Domingues & Marques, 2010

[Brasil: Pará, Baía de Marajó]

- 4(3) Cefalotórax e primeiro somito completamente fusionados (Fig. 42G); .....  
 ..... Gen. n. 3 *chelangulatus* Thatcher & Brasil-Sato, 2008

[Brasil: Minas Gerais, Rio São Francisco]

- 4' Cefalotórax e primeiro somito parcialmente fusionados (Fig. 42F); ..... 4

- 4'' Cefalotórax e primeiro somito não fusionados (Fig. 42E); ..... 7

- 5(4) Cefalotórax compreendendo cerca da metade do comprimento total; antena com sensillum proximal curto, pouco desenvolvido (Fig. 48B); ..... 5

- 5' Cefalotórax compreendendo mais da metade do comprimento total; antena com sensillum proximal fortemente desenvolvido (Fig. 48A); ..... 6

- 6(5). Razão comprimento/largura do primeiro segmento endopodal da antena maior que 3; sensillum distal no primeiro segmento endopodal; margem interna do primeiro segmento endopodal da antena com espinhos; segundo segmento endopodal curvo e menor que o primeiro; ..... Gen. n. 3 *thatcheri* Engers, Boeger & Brandão, 2000

[Brasil: Rio Grande do Sul, Barragem do Capané]

- 6' Razão comprimento/largura do primeiro segmento endopodal da antena menor que 3; sensillum na região mediana do primeiro segmento endopodal; margem interna do primeiro segmento endopodal da antena sem espinhos; segundo segmento endopodal menor que o primeiro; .....  
 ..... Gen. n. 3 *hypophthalmi* Boeger, Martins & Thatcher, 1993

[Brasil: Amazonas, Lago Catalão]

- 7(5). Sensillum distal no primeiro segmento endopodal, margem interna do primeiro segmento endopodal com espinhos; ..... Gen. n. 3 *salmi* Thatcher & Brasil-Sato, 2008

[Brasil: Minas Gerais, Rio São Francisco]

- 7' Sensillum na região mediana do primeiro segmento endopodal; margem interna do primeiro segmento endopodal sem espinhos; ..... Gen. n. 3 *callophysus* Thatcher & Boeger, 1984

[Brasil: Amazonas, Rio Amazonas]

- 8(4). Cefalotórax representando cerca de 50% do comprimento total; razão comprimento/largura do primeiro segmento endopodal da antena menor que 3; segundo segmento endopodal menor que o primeiro; espinhos no segundo segmento do endopodito da perna 1 retos; ..... 8
- 8' Cefalotórax representando mais que 50% do comprimento total; razão comprimento/largura do primeiro segmento endopodal da antena maior que 3; espinhos no segundo segmento do endopodito da perna 1 curvos; ..... Gen. n. 3 *bryconis* Thatcher, 1981

[Brasil: Amazonas, Manaus]

- 9(8). Coxobase com seta distal curta; primeiro segmento endopodal da antena apresentando um sensillum; maxílula apresentando dois elementos setais; segundo segmento do endopodito das pernas 2 e 3 com duas setas plumosas; ..... Gen. n. 3 *turucuyus* Malta & Varella, 1996

[Brasil: Rondônia, Rio Pacaás Novos]

- 9' Coxobase da antena sem seta; primeiro segmento endopodal da antena apresentando duas sensilla; elementos setais na maxílula ausentes ou não observados; segundo segmento do endopodito das pernas 2 e 3 apresentando uma seta; ..... Gen. n. 3 *curticrus* Muriel-Hoyos, Santana-Pineros, Cruz-Quintana & Suárez-Morales, 2015

[Colombia: Meta, Rio Vichada, Bacia do Rio Orinoco]

- 10(3) Cefalotórax representando cerca de 50% do comprimento total; aesthetascs ausentes ou não observados nos quinto e sexto segmentos da antena; ..... Gen. n. 3 *hydrolycus* Thatcher, Boeger & Robertson, 1984

[Brasil: Amazonas, Ilha de Marchantaria]

- 10' Cefalotórax representando menos que 50% do comprimento total; aesthetascus presentes no quinto e sexto segmentos da antenula; ..... Gen. n. 3 *urupaensis* Malta, 1995

[Brasil: Rondônia]

- 10'' Cefalotórax representando mais que 50% do comprimento total; aesthetascus presentes no quinto e sextos segmentos da antenula; ..... 10

11(10) Razão comprimento/largura do primeiro segmento endopodal da antena maior que 3; ..... 11

- 11' Razão comprimento/largura do primeiro segmento endopodal da antena menor que 3; ..... 12

- 12(11) Cefalotórax e primeiro segmento do somito parcialmente fusionados (Fig. 42F); coxobase da antena sem seta; segundo segmento endopodal da antena curvo, menor que o primeiro, com duas sensilla; ..... Gen. n. 3 *triangularis* Malta, 1996

[Brasil: Rondônia]

- 12' Cefalotórax e primeiro segmento do somito não fusionados (Fig. 42E); coxobase da antena apresentando uma seta distal; segundo segmento endopodal menor que o primeiro, com um sensillum; ..... Gen. n. 3 *jaraquensis* Thatcher & Robertson, 1982

[Brasil: Amazonas, Manaus]

- 13(11) Sensillum distal no primeiro segmento endopodal; segundo segmento endopodal com duas sensila; segundo segmento do endopodito apresentando espinhos curvos; segmentos abdominais sem espinhos; ..... Gen. n. 3 *yumaricus* Malta & Varella, 1995

[Brasil: Rondônia]

- 13' Sensillum na região mediana do primeiro segmento endopodal; segundo segmento endopodal com um sensillum; segundo segmento do endopodito da perna 1 apresentando espinhos retos; segmentos abdominais com espinhos em toda a margem posterior; ..... 13

- 14(13) Segundo segmento endopodal curvo, menor que o primeiro; mandíbula apresentando lâminas anterior, mediana e posterior; maxílula apresentando dois elementos setais (Fig. 49B); segundo segmento do exopodito da perna 1 sem seta; ..... Gen. n. 3 *lacusauratus* Marques, Boeger & Brasil-Sato, 2015

[Brasil: Paraná, Lagoa Dourada]

- 14' Segundo segmento endopodal menor que o primeiro; mandíbula apresentando lâminas medianas e posterior apenas; elementos setais na maxílula ausentes ou não observados (Fig. 49A); segundo segmento do endopodito da perna 1 com uma seta; ..... Gen. n. 3 *holobryconis* Malta & Varella, 1986

[Brasil: Rondônia, Rio Ji-Paraná ]

- 15(2) Cefalotórax e primeiro somito completamente fusionados (Fig. 42G); ..... 15  
15' Cefalotórax e primeiro somito parcialmente fusionados (Fig. 42F); ..... Gen. n. 3 *leporinidis* Thatcher, 1981

[Brasil: Amazonas, Manaus]

- 15'' Cefalotórax e primeiro somito não fusionados (Fig. 42E); ..... 16

- 16(15) Segundo segmento endopodal curvo, menor que o primeiro, com um sensillum; ..... *Ergasilus colomesus* Thatcher & Boeger, 1983

[Brasil: Amazonas, Rio Amazonas]

- 17(15) Razão comprimento/largura do primeiro segmento endopodal da antena maior que 3; ..... 17  
17' Razão comprimento/largura do primeiro segmento endopodal da antena menor que 3; ..... Gen. n. 3 *coatarius* Araujo & Varella, 1998

[Brasil: Amazonas, Ilha de Marchantaria, Rio Solimões]

- 18(17) Cefalotórax representando aproximadamente 50% do comprimento total; coxobase da antena apresentando uma seta distal; terceiro segmento do exopodito da perna 3 apresentando dois espinhos distais sem espínulas; segundo segmento endopodal da antena curvo e menor que o primeiro; ..... Gen. n. 3 *sinefalcatus* Marques, Boeger & Brasil-Sato, 2015

[Brasil: Minas Gerais, São Francisco River]

- 18' Cefalotórax representando aproximadamente 50% do comprimento total; coxobase da antena sem seta distal; segundo segmento endopodal da antena curvo, tão longo quanto o primeiro; ..... Gen. n. 3 *pitalicus* Thatcher, 1984

**Crustacea: Maxillopoda: Copepoda: Cyclopoida: Ergasilidae: *Prehendorastrus*:  
Espécies**

1. Primeiro segmento endopodal da antena com dois grandes “dentes” na margem interna (Fig. 44D); ..... *Prehendorastrus bidentatus* Boeger & Thatcher, 1990

[Brasil: Amazonas, Lago Catalão]

- 1' Primeiro segmento endopodal da antena com um grande “dente” na margem interna (Fig. 44E); ..... *Prehendorastrus monodontus* Boeger & Thatcher, 1990

[Brasil: Amazonas, Lago Catalão]

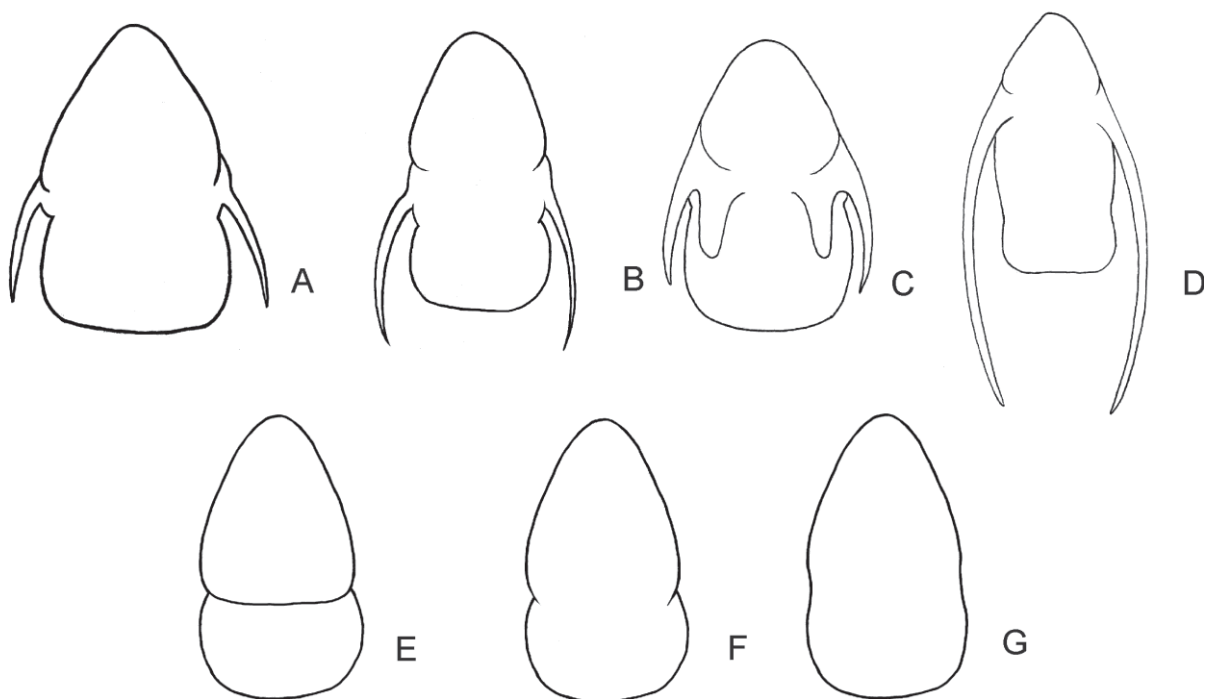


Figura 42: variações de retroestiletos e fusão de cefalotórax e primeiro segmento

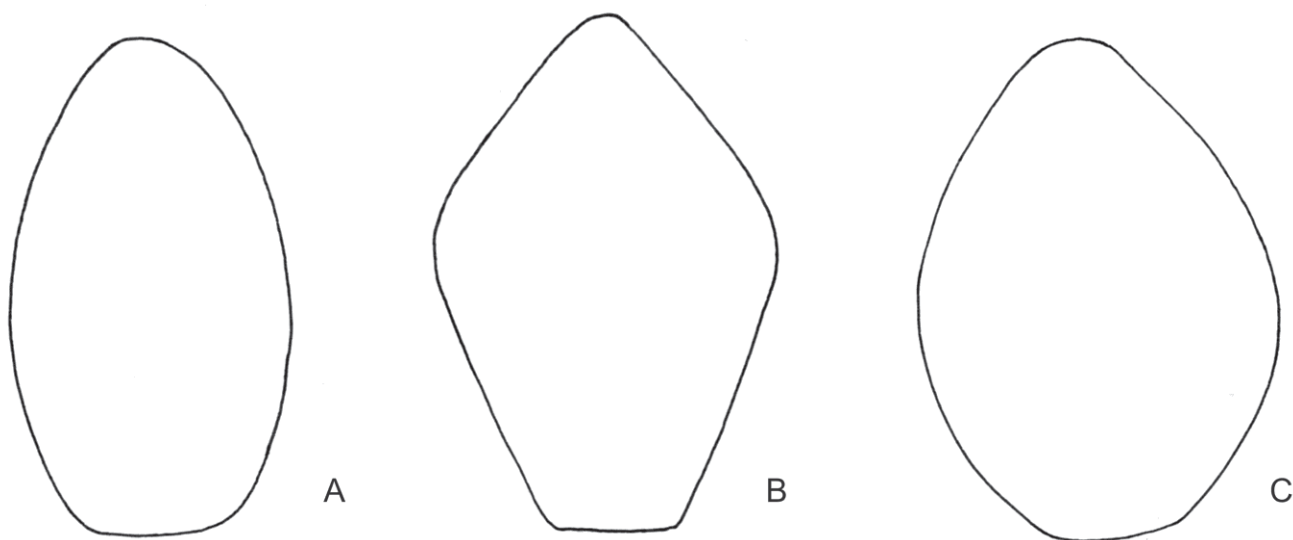


Figura 43: formatos de cefalotórax

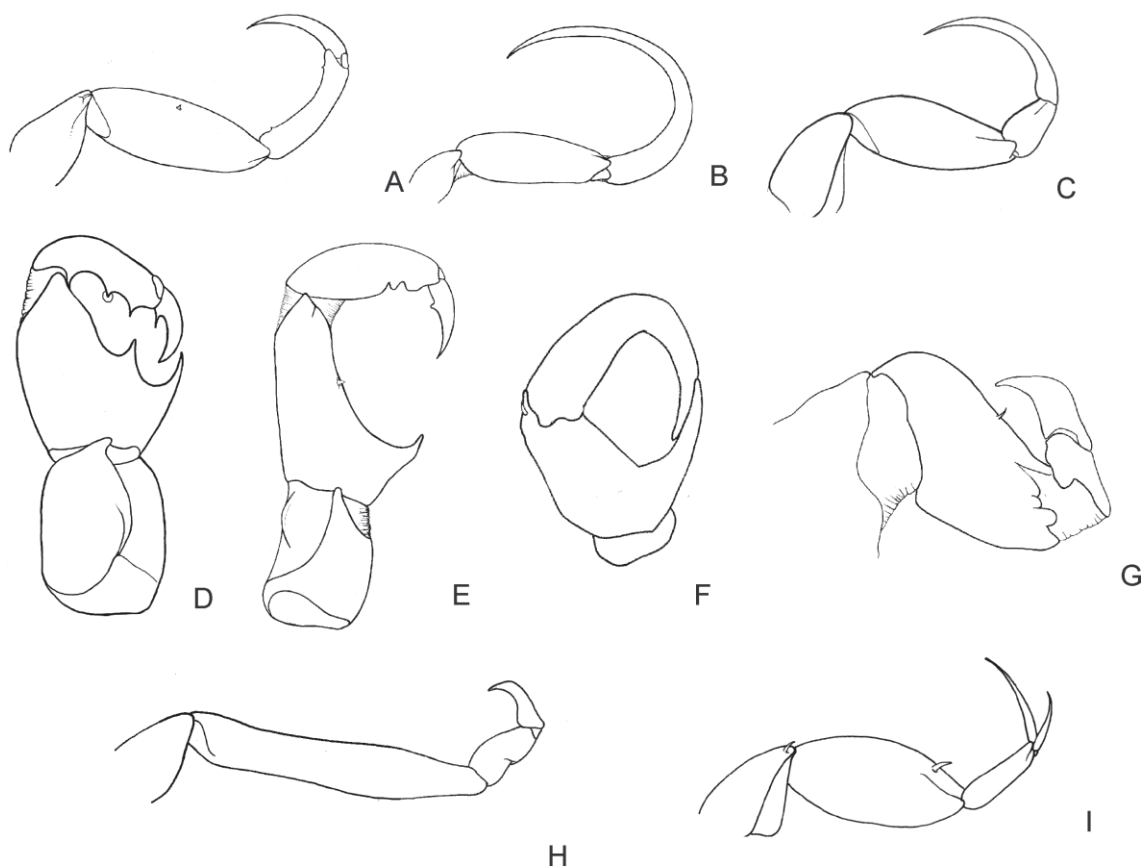


Figura 44: formatos de antena



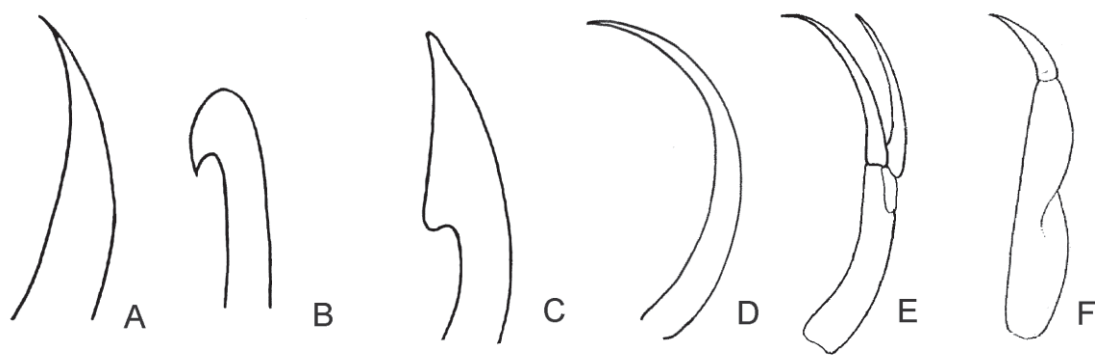


Figura 45: formatos e números de garras

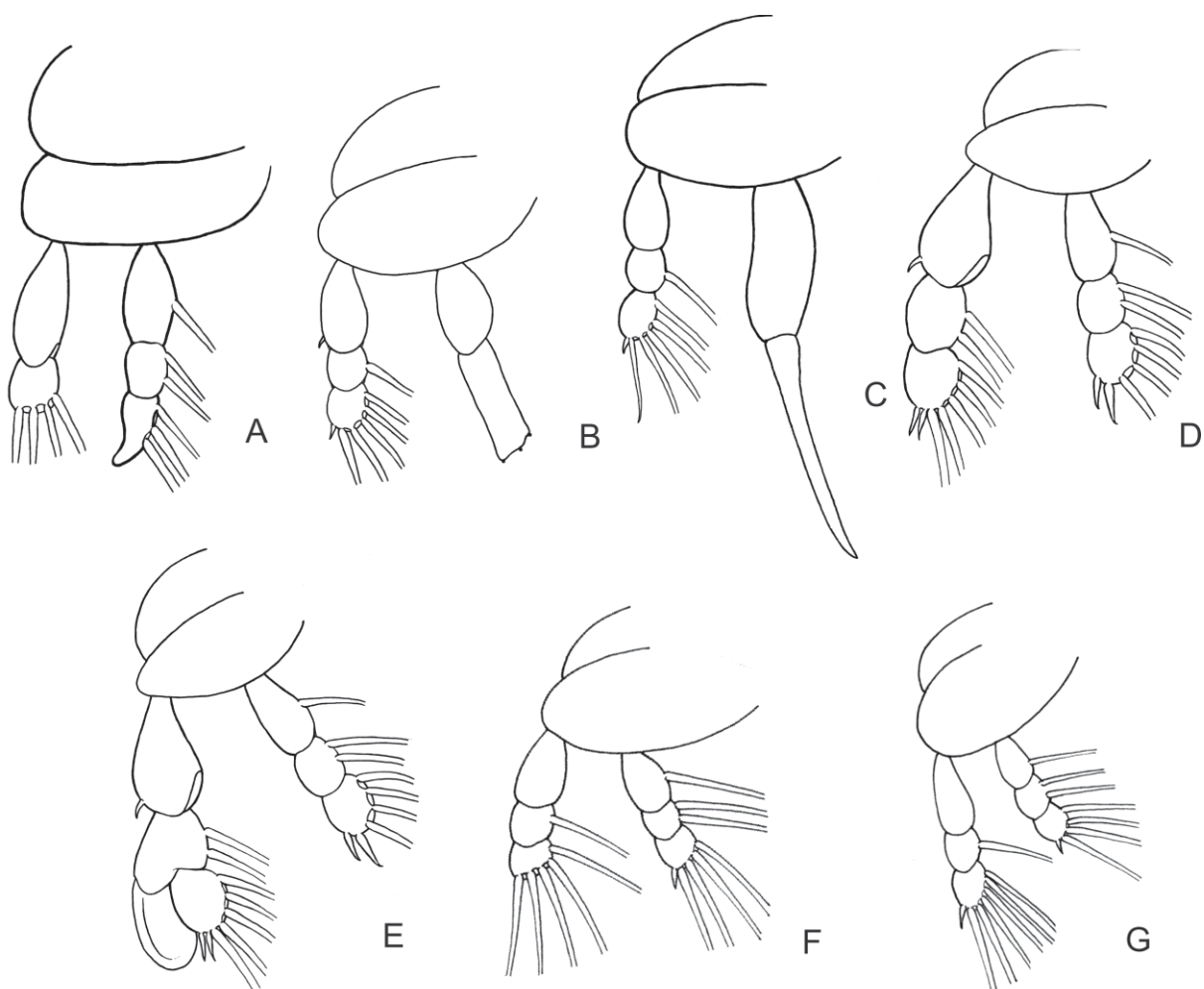


Figura 46: variações de ornamentações, formato e número de segmentos da perna 1; variações na ornamentação de espinhos na perna 2.

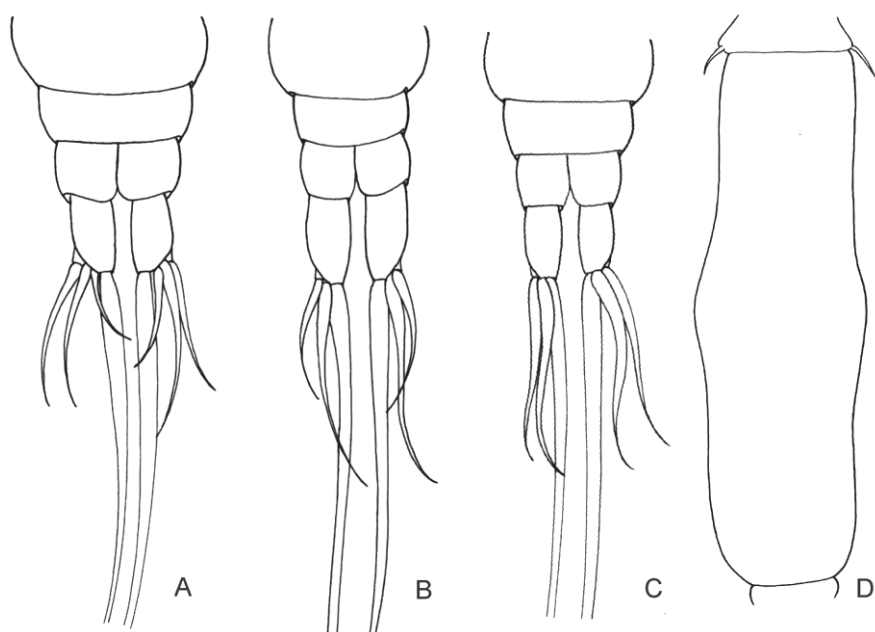


Figura 47: Urossomos e setas

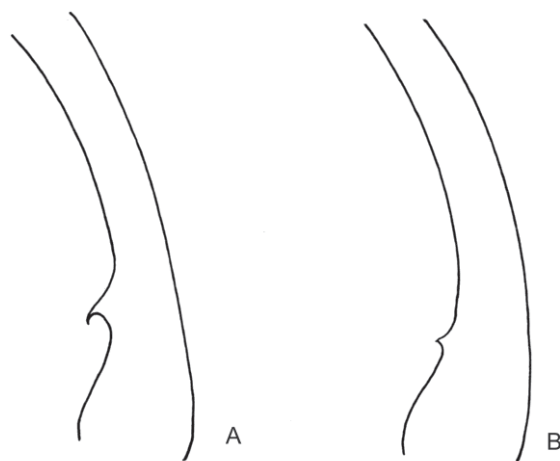


Figura 48: variação no tamanho de sensillum na antena.

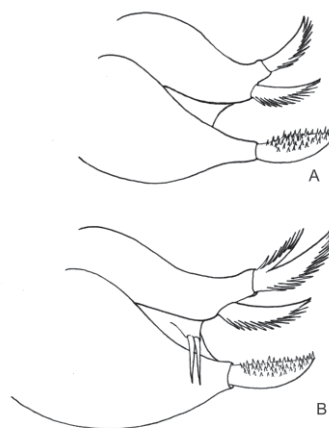


Figura 49: peças bucais com e sem elementos setais

#### IV. Discussão

As análises incluindo novas sequências para 23 espécies, de 16 gêneros, apresenta novas evidências a respeito da história evolutiva e relacionamento entre as espécies e gêneros de Ergasilidae. Além disso, vem complementar e esclarecer a classificação atual da família.

Apesar dos marcadores moleculares não terem se apresentado informativos o suficiente para suportar de forma consistente hipóteses sobre o relacionamento filogenéticos de toda a família, a concatenação de caracteres morfológicos claramente auxiliou na reconstrução filogenética. Ainda assim, a falta de sinal filogenético nos dados moleculares que representem a família como um todo, torna questionável a posição filogenética de alguns gêneros.

Entretanto, em análises utilizando-se marcadores e critérios distintos, *Acusicola* + *Miracteyma* + *Amplexibranchius* mostra-se consistentemente monofilético. Isso corrobora com a proposta de Thatcher (1984) em relação à criação de uma subfamília Acusicolinae. Thatcher (1984) havia proposto a subfamília para alocar três espécies de *Acusicola* baseando-se nas seguintes características: quatro pares de pernas (quinta perna vestigial), antenula com 5 segmentos e antenas com 4 segmentos que envolvem o filamento branquial do hospedeiro através de um sistema de encaixes nos segmentos terminais. Subsequentemente, *Amplexibranchius* e *Miracteyma* foram propostos e alocados em Acusicolinae (Thatcher & Paredes, 1985; Malta, 1993). Entretanto,

Boxshall e Halsey (2004), contestaram a validade de Acusicolinae, já que *Acusicola* possui o endopodito 1 com 2 segmentos, assim como diversos outros gêneros neotropicais (ex. *Ergasilus*, *Brasergasilus*, *Pindapixara*, etc.). Para eles, essa linhagem neotropical multigenérica não pode ser tratada como uma subfamília.

Entretanto, a definição de subcategorias em Ergasilidae, tais como subfamílias, deve necessariamente considerar o cenário total de relacionamento filogenético. Assim, mesmo que alguns grupos sejam claramente monofiléticos, como Acusicolinae e o clado composto por espécies previamente consideradas membros de Vaigamidae, a subdivisão da família em subfamílias necessariamente depende de uma proposta filogenética robusta.

A fim de se comparar a monofilia e posição dos diferentes táxons dentro de Ergasilidae, a seguir é mostrada as análises morfológicas simplificadas baseando-se em El-Rhasidy (1999) e Amado (1995) e a análise de parcimônia do presente estudo utilizando-se dados morfológicos (Figs. 50; 51). No resultado de Amado (1995), foram adicionados dois táxons os quais foram propostos posteriormente (*Majalincola* e *Pindapixara*), de acordo com Tang & Kalman (2008).

Amado et al. (1995) propuseram *Pseudovaigamus* para alocar *Vaigamus spinicephalus* Thatcher e Robertson, 1984 devido a caracteres que diferiam da espécie tipo de *Vaigamus* (ex. segmentação da perna 4 com exopodito com 2 segmentos e endopodito com 3 segmentos, estados plesiomórficos que foram retidos em *Pseudovaigamus*). Ao realizarem a análise filogenética, já consideraram este como um novo táxon, desta forma os cinco gêneros de vaigamídeos (*Vaigamus*, *Pseudovaigamus*, *Gamidactylus*, *Gamispatulus* e *Gamispinus*) mostraram-se um clado monofilético. Os autores ainda os consideraram como os membros mais derivados de Ergasilidae.

Já na análise de El-Rhasidy (1999) os vaigamídeos não são monofiléticos, são representados por um clado formado por *Vaigamus* e *Gamidactylus*. O autor não incluiu *Gamispatulus* e *Gamispinus* em seus resultados. Já *Pseudovaigamus* aparece dentro de um clado composto principalmente por espécies de *Ergasilus*.

Na presente análise (Fig. 51) os cinco gêneros de vaigamídeos como um clado monofilético e apical, corroborando os resultados de Amado et al (1995). Entretanto o relacionamento filogenético entre eles difere nos dois trabalhos.

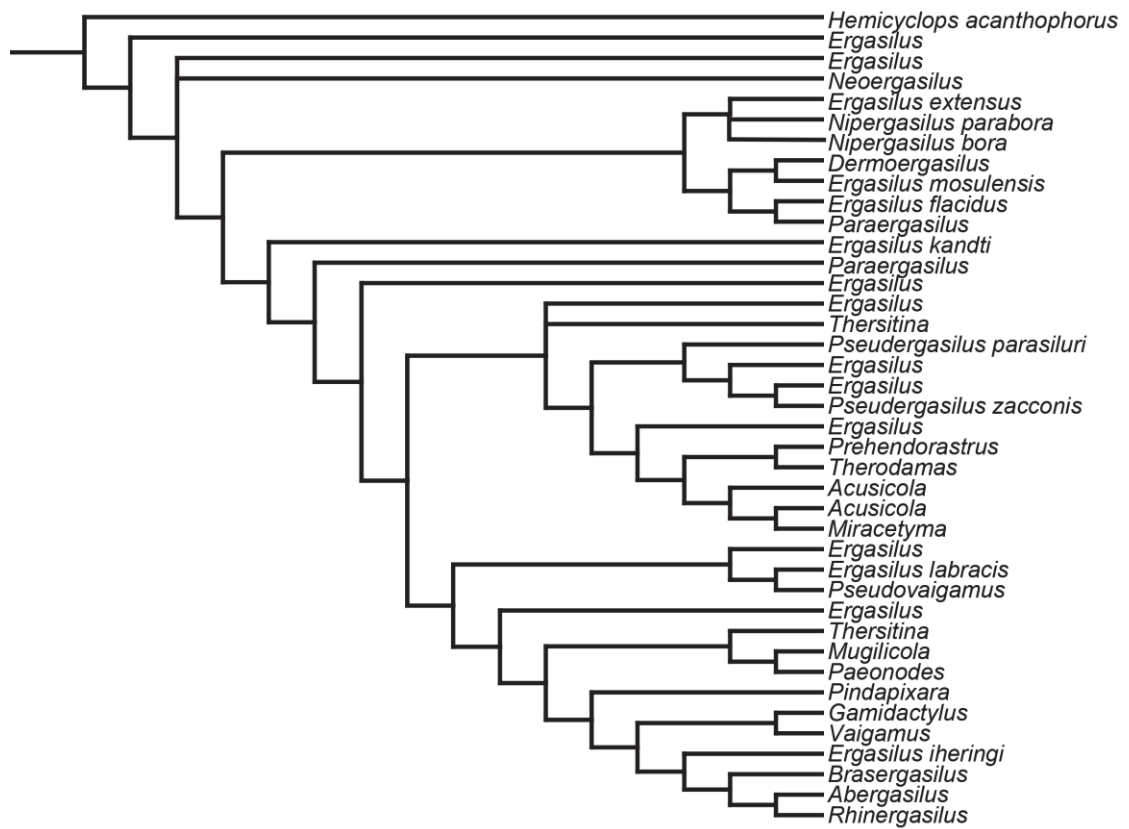


Figura 50: Cladograma realizados por El-Rhasidhy (1999).

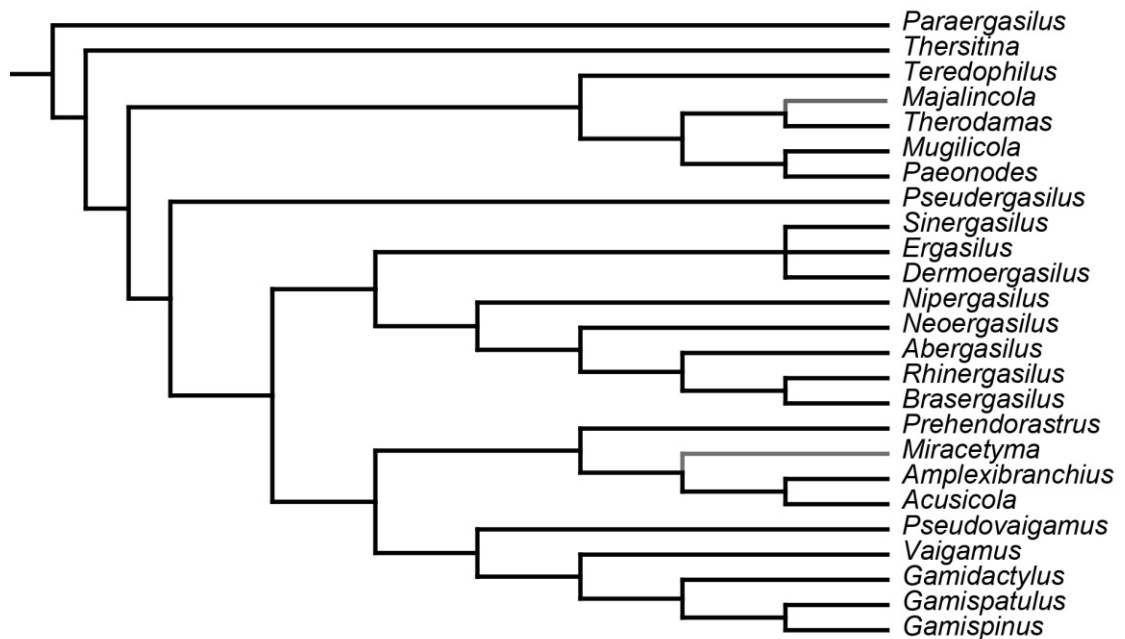


Figura 51: Cladograma realizados por Amado et al. (1995).

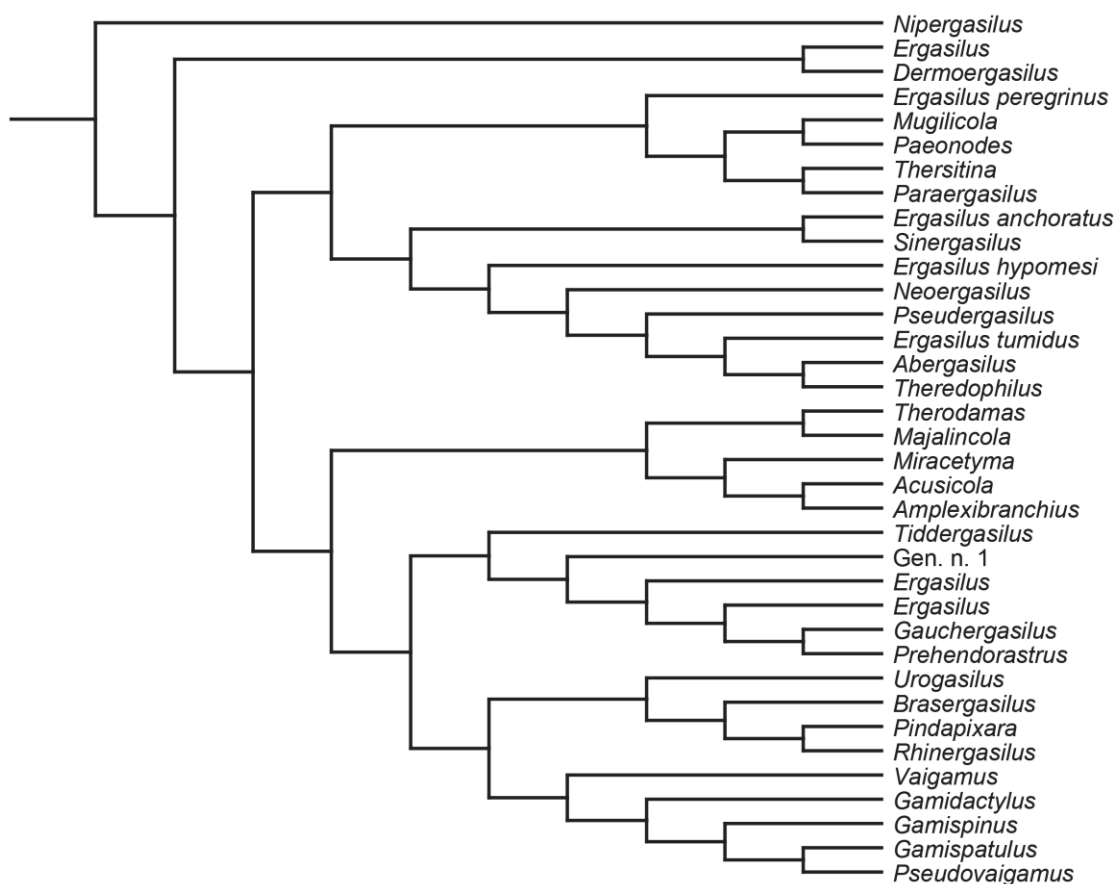


Figura 52: Cladograma realizado neste estudo baseado em caracteres morfológicos

El-Rhasidy e Boxshall (2000) ao descreveram uma nova espécie, *Nipergasilus parabora*, realizaram também uma revisão da diagnose do gênero, que antes era baseada na modificação no formato do quinto somito. No entanto, a nova espécie não possuía tal modificação, apresentando o formato do corpo relativamente semelhante à *Ergasilus*. Desta forma, a diagnose atual basea-se no formato do segundo segmento endopodal da perna 1.

*Ergasilus sensu lato* mostra-se parafilético, mesmo após a alocação de espécies neotropicais em um novo gênero neotropical. Espécies alocadas em *Ergasilus sl* estão espalhadas em diversos clados em todas as análises desse trabalho. Esse resultado corrobora com a hipótese de que o grupo não teve uma origem única, como já foi proposto por El-Rhasidy (1999). Além disso, há ainda muitos trabalhos descritivos a serem feitos e muitas decisões taxonômicas passadas que devem ser revisadas com a aplicação rigorosa de novos métodos e conceitos.

Os resultados apresentados demonstram a necessidade de uma extensa revisão, não só dos gêneros mas também das espécies da família, principalmente *Ergasilus*. A padronização das diagnoses e chaves de

identificação faziam-se necessárias para a melhor compreensão do grupo. As novas espécies e gêneros encontrados no presente trabalho mostram que ainda há muito a se descobrir em relação à diversidade da família.

## V. Referências

Amado, M.A.P.; HO, J.S.; Rocha, C.E.F., 1995. Phylogeny and biogeography of the Ergasilidae (Copepoda, Poecilostomatoida), with reconsideration of the taxonomic status of the Vaigamidae. *Contributions to Zoology*, 65, 4, 233-243.

Appeltans, W. et al., 2012. The magnitude of global marine species diversity. *Current Biology*, 22, 23, 2189-2202.

Boxshall, G.A., 1986. A new species of *Mugilicola* Tripathi (Copepoda: Poecilostomatoida) and a review of the family Therodamasidae. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*. p. 183-186.

Boxshall, G.A.; Halsey, A., 2004. An introduction to copepod diversity. Ray Society. London, 940 p.

Brooks, D.R.; Hoberg, E., 2000. Triage for the Biosphere: The Need and Rationale for Taxonomic Inventories and Phylogenetic Studies of Parasites. *Comp. Parasitol.* 67, 1, 1-25.

Brooks, D.R.; Hoberg, E., 2001. Parasite systematics in the 21st century: opportunities and obstacles. *Trends in Parasitology* 17, 6, 273-275.

Dallwitz, M.J.; Paine, T.A.; Zurcher, E.J., 1993 onwards. User's guide to the DELTA System: a general system for processing taxonomic descriptions. [delta-intkey.com](http://delta-intkey.com)

Drummond, A.J.; Ashton, B.; Buxton, S.; Cheung, M.; Cooper, A.; Duran, C.; Field, M.; Heled, J.; Kearse, M.; Markowitz, S.; Moir, R.; Stones-Havas, S.; Sturrock, S.; Thierer, T.; Wilson, A., 2011. Geneious v5.4, Available from <http://www.geneious.com/>.

Edgar, R.C., 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic acids research*, 32, 5, 1792-1797.

El-Rashidy, H.H.; Boxshall, G.A., 2000. Description of a new *Nipergasilus* species (Family: Ergasilidae) from the gills of grey mullet. *Hydrobiologia*, 428, 1, 61-66.

El-Rashidy, H.; Boxshall, G.A., 1999. Ergasilid copepods (Poecilostomatoida) from the gills of primitive Mugilidae (grey mullets). *Systematic Parasitology*, 42, 3, 161-168.

El-Rashidy, H.; Boxshall, G.A., 2001. The mesoparasitic genera of the Ergasilidae (Copepoda): with descriptions of new species of *Paenonodes* Wilson and *Therodamas* Krøyer. *Systematic Parasitology*, 50, 3, 199-217.



El-Rhasidy, H.H., 1999. Ergasilid Copepods and Grey Mullet. 468 p. Thesis. (Doctoral in Zoology) – Department of Zoology, The Natural History Museum.

Felsenstein, J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39, 4, 783-791.

Hall, T.A., 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic acids Symp. Ser.* 41: 95-98.

Hillis, D.M.; Bull, J.J., 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic biology*, 42, 2, 182-192.

Hoagland, K.E., 1996. The taxonomic impediment and the convention on biodiversity. *Association of Systematics Collections Newsletter*, 24, 5, 61-62.

Humason, G.L., 1979. Animal tissue techniques. W. H. Freeman and Company. San Francisco, 661 p.

Huys, R.; Llewellyn-Hughes, J.; Conroy-Dalton, S.; Olson, P.D.; Spinks, J.N.; Johnston, D.A., 2007. Extraordinary host switching in siphonostomatoid copepods and the demise of the Monstrilloidea: integrating molecular data, ontogeny and antennular morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, 2, 368-378.

Kabata, Z., 1982. Copepoda (Crustacea) parasitic on fishes: problems and perspectives. *Advances in Parasitology*. Academic Press,: 1-71.

Kim, I.H.; Choi, S.K., 2003. Copepod parasites (Crustacea) of freshwater fishes in Korea. *Korean Journal of Systematic Zoology*, 19, 57-93.

Kim, J.; Kim, W., 2000. Molecular phylogeny of poecilostome copepods based on the 18S rDNA sequences. *Korean Journal of Biological Sciences*, 4, 3, 257-261.

Luque, J.L.; Tavares, L.E. 2007. Checklist of Copepoda associated with fishes from Brazil. *Zootaxa*, 1579, 1, 1-39.

Maddison, W.P.; Maddison, D.R., 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75, <http://mesquiteproject.org>.

MALTA, J.C.O., 1993. Myraticetyma piraya sp. nov.(Copepoda. Ergasilidae) from the gill of *Pygocentras nattereri* (Kner. 1860)(Charaeiformes Serrasalmidae) from the Brazilian Amazon. *Acta Amazonica*, 23, 2-3, 261-269.

Martin, J.W.; Davis G.E., 2001. An Updated Classification of the Recent Crustacea. *Science Series Natural History Museum Of Los Angeles County*, 39, 124.

Miller, M.A.; Schwartz, T.; Pickett, B.E.; He, S.; Klem, E.B.; Scheuermann, R.H.; Passarotti, M.; Kaufman, S.; O'Leary, M.A., 2015. A Resrtful API for Access to Phylogenetic Tools via the CIPRES Science Gateway. *Evolutionary Bioinformatics*. Online, 11, 43-48.

Montú, M.A.; Boxshall, G.A., 2002. *Gauchergasilus*, a new genus for *Ergasilus euripedesi* Montú, 1980, an abundant parasitic copepod from the Patos Lagoon in southern Brazil. *Systematic Parasitology*, 51, 1, 21-28.

Myers, Norman et al., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 6772, 853.

Penn, O.; Privman, E.; Ashkenazy, H.; Landan, G.; Graur, D.; Pupko, T., 2010. GUIDANCE: a web server for assessing alignment confidence scores

Posada, D., 2008. jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular biology and evolution*, 25, 7, 1253-1256.

Ronquist, F.; Huelsenbeck, J.P., 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572-1574

Song, Y.; Wang, G.T.; Yao, W.J.; Gao, Q.; Nie, P., 2008. Phylogeny of freshwater parasitic copepods in the Ergasilidae (Copepoda: Poecilostomatoida) based on 18S and 28S rDNA sequences. *Parasitology research*, 102, 2, 299-306.

Stamatakis, A., 2006. RAXML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22, 21, 2688-2690.

Swofford, D.L., PAUP 4. b10a: Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). 2002. *Sunderland, Massachusetts, USA Sinauer. Google Scholar*.

Tang, D.; Kalman, J.E., 2008. A new genus and species of mesoparasitic ergasilid (Copepoda: Cyclopoida) from brackish water pufferfishes collected in northern Australian waters. *Systematic parasitology*, 69, 2, 89-99.

Thatcher, V.E.; Paredes, V., 1985. A parasitic copepod, *Amplexibranchius bryconis* gen. et sp. nov. (Ergasilidae: Acusicolinae) from a Amazonian fish and remarks on the importance of leg morphology in this subfamily. *Amazoniana*, 9, 2, 205-214.

Thatcher, V.E.; Robertson, B.A., 1984. The parasitic crustaceans of fishes from the Brazilian Amazon. 11. Vaigamidæ fam. n. (Copepoda: Poecilostomatoida) with the males and females of *Vaigamus retrobarbatus* gen. et sp. n. and *V. spinecephalus* sp. n. from plankton. *Canadian Journal of Zoology* 62, 4, 716-729,

Thatcher, V.E., 1984. The Parasitic Crustaceans of Fishes from the Brazilian Amazon, 7, *Acusicola tucunarensis*, n. sp. (Copepoda: Cyclopoidea) from *Cichla ocellaris*, with an emendation of the Genus and the Proposal of Acusicolinae subfam. nov. *Revista Brasileira de Biologia*, 44, 2, 181-189.

Thatcher, V.E., 1998. Copepods and fishes in the Brazilian Amazon. *Journal of Marine Systems*, 15, 1-4, 97-112.

Thomson, S.A.; Pyle, R.L.; Ahyong, S.T.; Alonso-Zarazaga, M.; Ammirati, J.; Araya, J.F.; et al., 2018. Taxonomy based on science is necessary for global conservation. *PLoS Biol* 16, 3, e2005075. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005075>

Villesen, P., 2007. FaBox: an online toolbox for fasta sequences. *Molecular Ecology Notes*, 7, 6, 965-968. doi:10.1111/j.1471-8286.2007.01821.x.

Walter, T.C.; Boxshall, G., 2018. World of Copepods database. Ergasilidae Burmeister, 1835. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=128571> on 2018-08-09

Wanninger, A., 2015. Morphology is dead – long live morphology! Integrating MorphoEvoDevo into molecular EvoDevo and phylogenomics. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3, 54.

Windsor, D.A., 1998 *Controversies in parasitology, Most of the species on Earth are parasites. International Journal for Parasitology*, 28, 12, 1939-1941.

Yamaguti, S. et al., 1936 Studies on the helminth fauna of Japan. Part 14. Amphibian trematodes. *Japanese Journal of Zoology*, 6, 4, 551-576.

## CAPÍTULO II

TROCA DE HOSPEDEIROS E DISPERSÃO ESPACIAL DE ERGASILIDAE  
(COPEPODA, CYCLOPOIDA) EXPLICA A DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA  
EM SEUS HOSPEDEIROS

## Resumo

Nas últimas décadas, diversos estudos vêm tentando identificar as variáveis que expliquem a distribuição de parasitos em seus hospedeiros. Entretanto, pouca atenção era dada à questão de por que algumas espécies parasitas eram restritas à uma espécie de peixe hospedeiro (especialista - alta especificidade) enquanto outras eram encontradas em uma grande variedade de hospedeiros (generalista - baixa especificidade). Há, essencialmente, duas explicações macroevolutivas para os relacionamentos hospedeiro-parasito observados. Qualquer espécie de parasito pode estar associada a um determinado hospedeiro pois ou o seu ancestral estava associado com o ancestral de seu hospedeiro ou o parasito evolui em associação com uma espécie de hospedeiro, e subsequentemente é transferido para outra(s) espécie(s) de hospedeiro. De acordo com os paradigmas tradicionais de co-evolução, o parasitismo é provavelmente o tipo mais especializado de relação interespecífica, levando à co-adaptação ou co-acomodação, ou seja, tornavam-se cumulativamente “melhor” adaptados a seus hospedeiros. Portanto trocas ecológicas ou trocas de hospedeiros deveriam ser eventos raros. O paradoxo do parasitismo questiona como espécies que seriam teoricamente especializadas em hospedeiros filogeneticamente próximos possam colonizar hospedeiros filogeneticamente distantes. O presente estudo teve como objetivo testar se a intensa troca de hospedeiros em Ergasilidae através do processo de *Ecological fitting* é um dos *drivers* da grande diversificação apresentada pela família. Para isso, as famílias de hospedeiros e a distribuição geográfica das espécies incluídas foram mapeadas na filogenia de Ergasilidae utilizando-se o algoritmo de Liebermann. A reconstrução dos grupos hospedeiros sobre a filogenia dos Ergasilidae sugere uma grande variedade de eventos históricos que influenciaram a presente distribuição observada nesse agrupamento de hospedeiros e parasitos. Não foi evidenciado nenhum evento de co-filogenia entre hospedeiros e parasitos. Os eventos de expansão e isolamento foram na maioria das vezes associados a incorporação (expansão) ou troca imediata de hospedeiros (isolamento) ou na especialização de linhagens em um dos grupos de hospedeiros utilizados pela espécie ancestral de parasito. Foram detectados, ainda, 3 grandes possíveis eventos de radiação evolutiva nos Ergasilidae, dentre os Characiformes, dentre os Mugiliformes e os Cypriniformes. O padrão que domina a reconstrução geográfica e de hospedeiros associados a Ergasilidae é a incorporação de novos hospedeiros, próximos ou distantes filogeneticamente, no espectro de hospedeiros das linhagens ancestrais com subsequente isolamento ou troca imediata de hospedeiros, ocorrendo simultaneamente com a colonização (ou isolamento) em uma nova região biogeográfica.

**Palavras-chave:** Paradigma de Estocolmo; *Ecological-fitting*; parasito-hospedeiro; reconstrução histórica

## *Abstract*

In the last decades, several studies have tried to identify the historical and ecological variables that explain the distribution of parasites in their hosts. However, little attention was paid to the question of why some parasitic species were restricted to one species of host (specialist - high specificity) while others were found in a wide variety of hosts (generalist - low specificity). There are, essentially, two macroevolutionary explanations for the host-parasite relationships observed. Any species of parasite may be associated with a given host because either its ancestor was associated with the ancestor of its host or the parasite evolves in association with a host species, and subsequently it is transferred to another species host. According to the traditional paradigms of coevolution, parasitism is probably the most specialized type of interspecific relation, leading to co-adaptation or co-accommodation, that is, they became cumulatively "better" adapted to their hosts, so ecological or hospitable exchanges should be rare events. The paradox of parasitism questions how specialized species in phylogenetically close hosts carry out exchanges between phylogenetically distant hosts. The present study had as objective to test if the intense exchange of hosts in Ergasilidae through the process of Ecological fitting is one of the drivers of the great diversification presented by the family. For this, the host families and the geographic distribution of the species included were mapped in the phylogeny of Ergasilidae using the algorithm of Liebermann. The reconstruction of host groups on the phylogeny of Ergasilidae suggests a wide variety of historical events that influenced the present distribution observed in this group of hosts and parasites. No event of co-phylogeny between host and parasite was evidenced. The expansion and isolation events were most often associated with the incorporation (expansion) or immediate exchange of hosts (isolation) or in the specialization of lineages in one of the groups of hosts used by the ancestral species of parasite. We also detected 3 large possible events of evolutionary radiation in the Ergasilidae, among the Characiformes, among the Mugiliformes and the Cypriniformes. The pattern that dominates the geographic and host reconstruction associated with Ergasilidae is the incorporation of new hosts, near or far phylogenetically, in the spectrum of hosts of the ancestral lineages with subsequent isolation or immediate exchange of hosts, occurring simultaneously with the colonization (or isolation) in a new biogeographic region.

**Key-words:** Stockholm Paradigm; Ecological-fitting; parasito-host; historical reconstruction

## *I. Introdução*

Parasitos evoluíram de ancestrais de vida livre. O parasitismo teve origens independentes em diversos táxons animais, e em algumas vezes surgiu mais de uma vez em um determinado táxon. Desde então os parasitos têm diversificado amplamente (Poulin & Morand 2000; Poulin 2004), e espécies modernas mostram uma grande variedade de ciclos de vida e adaptações à sua existência parasitária.

Nas últimas décadas, diversos estudos vêm tentando identificar as variáveis históricas e ecológicas que expliquem a distribuição de parasitos em seus hospedeiros (Price & Clancy, 1983; Chandler & Cabana, 1991; Poulin, 1991; Bell & Burt, 1991). Entretanto, pouca atenção era dada à questão de por que algumas espécies parasitos eram restritas à uma espécie de peixe hospedeiro (especialista - alta especificidade) enquanto outras eram encontradas em uma grande variedade de hospedeiros (generalista - baixa especificidade) (Poulin, 1992). A especificidade ou especialização pelo hospedeiro varia de forma muito ampla entre diferentes táxons de parasitos.

Por mais complicada que a dinâmica microevolutiva de parasitos-hospedeiros pareça ser, há, essencialmente, duas explicações macroevolutivas para os relacionamentos hospedeiro-parasito observados. Qualquer espécie de parasito pode estar associada a um determinado hospedeiros pois (1) ou o seu ancestral estava associado com o ancestral de seu hospedeiro (chamada de Associação por Descendente); (2) ou o parasito evolui em associação com uma espécie de hospedeiro, e subsequentemente é transferido para outra(s) espécie(s) de hospedeiro (chamado de Associação por colonização) (Brooks, 1988). Em outros termos, tais associações são chamadas de (1) co-especiação e (2) troca de hospedeiro (ou co-acomodação) e compõem os elementos do conceito mais abrangente de co-evolução (Brooks, 1979).

Conforme os paradigmas tradicionais de co-evolução, o parasitismo é provavelmente o tipo mais especializado de relação interespecífica, o que sugere fortes interações genéticas entre o parasito e seu hospedeiro, levando à co-adaptação (de Vienne et al., 2013) ou co-acomodação (Brooks, 1979). Nesses



cenários, parasitos tornam-se cumulativamente “melhor” adaptados a seus hospedeiros e esse processo leva a um aumento na especialização e consequente redução na sua habilidade de trocar hospedeiros – assim surgiu a escola metodológica conhecida como “máxima co-especiação” (Page, 2003). Assim, os fundamentos dessa escola metodológica sugerem fortemente que mudanças em associações interespecíficas se tornam menos prováveis a medida que o tempo da associação aumenta. Portanto, trocas ecológicas (troca de hospedeiros) devem ser raras em todas as escalas e quando ocorrem tais eventos, eles devem ser precedidos por mudanças genéticas adaptativas imediatas que determinam a capacidade de estar associado a um novo hospedeiro ou ecossistema (ex. Ricklefs, 2014). Metodologicamente essa base teórica simplificou bastante o procedimento de análise histórica de processos coevolutivos definindo que em qualquer par de linhagens (hospedeiros e parasitos), co-especiação ou co-filogenia deve ser maximizada e trocas de hospedeiros minimizadas (Page, 2003). Para maximizar a co-filogenia (e, portanto, a co-especiação – mesmo que aparente), os protocolos de reconstrução histórica postulam eventos de duplicação (especiação simpátrica – ou aparentemente simpátrica) e extinções de forma extensa e muitas vezes sem evidências concretas. Assim trabalham inúmeros programas de reconstrução histórica das associações, tais como TreeMap 1 e 2 (Page, 1995; Charleston, 1998), Jungle (Charleston, 1998), Tarzan (Merkle & Middendorf, 2005), Treefitter (Ronquist, 1995), e PACO (Balbuena et al., 2013). Brooks Parsimony Analysis (Brooks & Van Veller, 2001) e MBPA (Lieberman, 2000) representaram protocolos menos estritos de reconstrução da história de associações, apesar de ainda favorecer a interpretação de co-especiação (ou especiação vicariante).

Usando esses e outros protocolos/programas relacionados durante os últimos 35-40 anos, análises históricas do processo de co-evolução entre parasitos e hospedeiros gerou suficiente evidências que rejeitam sumariamente a base da escola de “máxima co-evolução” (ex. Wernery & Kaaden, 2002; Harvey et al., 2012; Brune, 2016; Malcicka, Agosta, & Harvey, 2015). Troca de hospedeiro é um modelo nulo mais adequado para análises do processo de evolução de associações.

Nesse contexto de conhecimento atual, Nylin et al. (2018), reconheceram que sistemas de associações considerados distintos quanto a seus processos e padrões (ex. hospedeiros-parasitos, inseto-plantas), na realidade comportam-se de forma semelhante, com dispersão (troca de hospedeiro) representando o evento mais comum nas reconstruções históricas. Assim como insetos, parasitos utilizam seus hospedeiros como recursos tróficos e ecológicos. Parasitos não rastreiam as linhagens de seus hospedeiros, como assumido nos primórdios de estudos de co-evolução, mas os recursos que aqueles hospedeiros oferecem. Em síntese, parasitos, assim como todos os organismos vivos, são dependentes dos recursos representados pelas condições ambientais e tróficas necessárias para sua manutenção e não à linhagem evolutiva dos associados.

Portanto, é possível compreender o paradoxo gerado pela escola de “máxima co-especiação”, o Paradoxo do Parasitismo. O Paradoxo do Parasitismo questiona como espécies especializadas em hospedeiros filogeneticamente próximos pode realizar trocas entre hospedeiros/recursos filogeneticamente distantes. Conforme Agosta, Janz e Brooks (2010), troca de hospedeiros é um evento de *Ecological fitting* (*sensu* Janzen, 1985). *Ecological Fitting* (Janzen, 1985; Brooks & McLennan, 2012; chamado de co-acomodação por Brooks, 1979) usa *resource tracking* (rasteamento de recurso), conservacionismo filogenético e plasticidade fenotípica para explicar como especialistas extremos (como os parasitos) são capazes de trocar de recursos (ex. hospedeiros) rapidamente, sem que a mudança seja precedida ou acompanhada pela evolução de novidade evolutiva para o uso do recurso representado pelo novo hospedeiro (Brooks et al., 2006; Hoberg & Brooks, 2010). Independente de ter sido submetido a uma pressão seletiva do hospedeiro original, o parasito não perde sua flexibilidade em lidar com novos cenários ecológicos (ambientes ou espécies hospedeiras). A efetiva mudança depende de dois fatores fundamentais, a capacidade da espécie em realizar *ecological fitting* ao novo hospedeiro/recurso (bióticos ou abióticos) e a *oportunidade* de acessar tais novos recursos (Araujo et al., 2015).

Um novo paradigma, o Paradigma de Estocolmo (PE; Hoberg & Brooks, 2015; Araujo et al., 2015), propõem-se a acomodar essa nova perspectiva

teórica. Além do processo de *ecological fitting*, o PE incorpora os processos de Oscilação (Janz & Nylin, 2015) e *Taxon Pulse* (Erwin, 1985). A hipótese de Oscilação postula que as expansões de hospedeiros por espécies especialistas geram espécies generalistas que subsequentemente se diferenciam em novos especialistas. *Taxon Pulse*, por outro lado, explica como ciclos de expansão e isolamento geográficos geram uma grande diversidade filogenética ou genética (veja Hoberg & Brooks, 2010 ).

Ergasilidae é uma das maiores famílias dentre os Copepoda parasitos, sendo considerada uma das mais comuns parasitando peixes marinhos (Boxshall & Schminke, 2012) mas é bastante comum em ambientes continentais também. O gênero mais diverso dessa família é *Ergasilus* Von Nordmann, 1832, com mais de 150 espécies descritas (El-Rashidy & Boxshall, 2001, Montú & Boxshall, 2002; Boxshall & Halsey, 2004; Walter & Boxshall, 2018). São caracterizados por possuir o segundo par de antenas modificadas em órgão preênsil, as quais as fêmeas a utilizam para se fixar ao seu hospedeiro.

Marques (2014), observou que para as espécies neotropicais de *Ergasilus* uma “barreira filogenética” a qual poderia limitar a sua distribuição ao longo de hospedeiros filogeneticamente distantes é aparentemente inexistente. A filogenia de espécies Neotropicais de *Ergasilus* mostra que existe pouca congruência entre clados de parasitos e de hospedeiros, com forte evidência de eventos e troca de hospedeiros entre linhagens hospedeiras distantes, tais como elasmobrânquios, Siluriformes e Characiformes, representando assim, “grandes saltos” para o parasito.

Desta forma, o presente capítulo tem como objetivo testar se a grande diversificação apresentada pela família é devido à troca de hospedeiros através de um dos conceitos do Paradigma de Estocolmo, o *Ecological fitting*, ou é dada devido à co-especiação.

## II. Material e Métodos

Para o estudo, os parasitos foram coletados em outubro de 2014 nos rios Paraguai e Miranda no Município de Corumbá – MS; julho de 2015 no Lago Catalão, Município de Manaus – AM, e nas Bacias do Caeté e Guamá, no Município de Bragança – PA; em janeiro de 2016 no Rio Paraná, município de Icaraíma – PR; outubro de 2016 no Rio

Apiacás Município de Apiacás – MT; e outubro de 2017 no Cooper River, Charleston - US. Uma visita à coleção ictiológica pertencente ao Dr. Paulo Buckup da Universidade Federal do Rio de Janeiro foi realizada a fim de realizar triagem em busca de parasitos. Além disto, foram firmadas colaborações com pesquisadores de instituições como: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Pará, Universidade Estadual de Maringá, Universidade Federal do Rio Grande, Centro Regional Universitário Bariloche - Argentina, Katholieke Universiteit Leuven (Universidade Católica de Louvain) – Bélgica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Todos os espécimes coletados foram identificados e serão depositados nas coleções do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), do Instituto Oswaldo Cruz (Fiocruz) e do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).

Os padrões históricos de relacionamento hospedeiro-parasito e de sua distribuição geográfica foram reconstruídos utilizando-se a hipótese derivada da análise Bayesiana de 54 espécies de Ergasilidae apresentada no capítulo 1 (Marques, Cap. 1). O relacionamento filogenético dos hospedeiros foi baseado na proposta de Hughes et al. (2017), para os Osteichthyes e Oliveira et al. (2011) para os Characiformes. Na otimização foram utilizadas todas as famílias de hospedeiros para as quais existem relatos de parasitismo por Ergasilidae, nesse ou em estudos prévios (vide Marques, Cap. 1). A otimização de hospedeiros sobre a filogenia dos parasitos foi realizada conforme a ordem, na análise mais abrangente, ou a família, na análise para os parasitos de peixes neotropicais. No anexo I encontram-se as tabelas de hospedeiros e parasitos (com distribuição geográfica) utilizados nessas análises.

As famílias de hospedeiros e a distribuição geográfica das espécies incluídas foram mapeadas na filogenia de Ergasilidae utilizando-se o algoritmo de Liebermann (2000, 2003). Esse algoritmo permite detectar/postular eventos históricos de isolamento e expansão, o qual é esperado se oscilação e pulso de táxon são esperados. Este protocolo é baseado na otimização filogenética de caracteres de Fitch (1970). A otimização usa um método de dois passos, primeiro dos ramos para a base e depois da base para os ramos apicais. Isolamentos são postulados quando o número de áreas ocupadas (ou táxons de hospedeiros parasitados) na reconstrução de distribuição espacial diminui em relação ao nó

ancestral. A dispersão ou expansão biótica é postulada quando o número de áreas ocupadas aumenta em relação ao nó ancestral precedente.

### III. Resultados

Dos 54 táxons de parasitos analisados, 41 estavam presentes em uma única família hospedeira (vide anexo II). *Gauchergasilus* foi descrito de amostras de plâncton, logo não há registro de hospedeiros; e *Teredophilus* é parasito de *Congerina africana* (Van Beneden) e *Psiloteredo senegalensis* (Blainville, 1824), ambos moluscos.

A reconstrução dos grupos hospedeiros sobre a filogenia dos Ergasilidae utilizando o algoritmo de Lieberman (2000) sugere uma grande variedade de eventos históricos que influenciaram a presente distribuição observada nesse agrupamento de hospedeiros e parasitos (Fig.1).

Apesar da extensão limitada da filogenia disponível para o estudo, foi possível reconhecer diversos processos históricos que determinaram o relacionamento hospedeiro-parasito dos peixes e seus Ergasilidae. Não foi evidenciado nenhum evento de co-filogenia entre hospedeiros e parasitos – não foi possível determinar nenhuma correspondência de cores entre os ancestrais das linhagens hospedeiras (veja codificação no anexo II) e o espectro de hospedeiros reconstruídos na filogenia dos Ergasilidae (Fig. 1). Os eventos de expansão e isolamento, postulados com o algoritmo de Lieberman (2000) foram na maioria das vezes associados a incorporação (expansão) ou troca imediata de hospedeiros (isolamento) ou na especialização de linhagens em um dos grupos de hospedeiros utilizados pela espécie ancestral de parasito (isolamento). Foram identificados: 1) 10 eventos de isolamento, nos quais a linhagem de parasitos parece ter se especializado em um ou em um número menor de hospedeiros; 2) 12 eventos de isolamento associados a aparente aquisição instantânea de novos hospedeiros; 3) 13 eventos de expansão, com a incorporação de novos grupos hospedeiros. Foram detectados, ainda, 3 grandes possíveis eventos de radiação ecológica nos Ergasilidae (*sensu* Brooks &

McLennan, 2002), notadamente dentre os Cypriniformes (bloco cor de rosa na Fig. 1), dentre os Mugiliformes (bloco laranja claro na Fig. 1) e dentre os Characiformes (bloco azul claro na Fig. 1). Radiações evolutivas de ergasilídeos menores foram, ainda, detectadas dentre os Siluriformes (blocos azuis na Fig. 1). Recolonização de grupos ancestrais ocorreram para os Cypriniformes, Characiformes e, provavelmente, nos Mugiliformes (Fig. 1).

A natureza das radiações evolutivas observadas na reconstrução (Fig. 1B) são mascaradas pela escala taxonômica da filogenia dos hospedeiros. Assim, uma análise semelhante foi realizada apenas com as associações observadas na região Neotropical (Fig. 2). Apesar da mudança na escala de discernimento dos parasitos (de ordem para famílias), ficou ainda evidente que o relacionamento observado hoje, para os pares de espécies das associações, não apresenta nenhuma evidência de co-filogenia. Nesse nível de análise, foram ainda detectadas radiações evolutivas em Erythrinidae e Anostomidae e inúmeros eventos de expansão e isolamento, associados ou não a trocas de hospedeiros: 1) 10 eventos de isolamento, nos quais a linhagem de parasitos parece ter se especializado em um ou em um número menor de hospedeiros; 2) 7 eventos de isolamento associados a aparente aquisição instantânea de novos hospedeiros; 3) 2 eventos de expansão, com a incorporação de novos grupos hospedeiros.

A análise biogeográfica (Fig 1) sugere que a família tenha se originado na Laurasia com subsequente diversificação nos continentes subordinados subsequente ao evento de deriva da Eurásia e América do Norte. A análise sugere inúmeros eventos de expansão geográfica das linhagens da América do Norte para o ambiente marinho e África, em espacial. Subsequente a uma grande diversificação na Eurásia (com eventos de dispersão independentes para o ambiente marinho), Ergasilidae aparentemente colonizou o ambiente marinho e, através desse ambiente, dispersou para águas continentais na região Neotropical e recolonizou a Eurasia (i.e. associado a origem de *Thersitina* e *Paraergasilus* spp.). Como no caso da análise do sistema hospedeiro-parasito, Ergasilidae apresenta uma grande evidência de radiação evolutiva na região Neotropical, com pelo menos 1-2 eventos de recolonização do ambiente marinho (i.e. em *Acusicola brasiliensis* e 2 espécies de *Ergasilus*). Na escala e limitação

taxonômica da análise, foram observadas: 1) apenas um potencial evento vicariante (quebra da Laurásia); 2) 7 eventos de isolamentos representando reduções das áreas ancestrais de distribuição; 3) 3 eventos de expansão geográfica; e 4) 5 eventos de dispersão com a colonização de novas áreas (não



representando isolamento de áreas pre-ocupadas). Extensa diversificação é observada nos continentes considerados na análise.

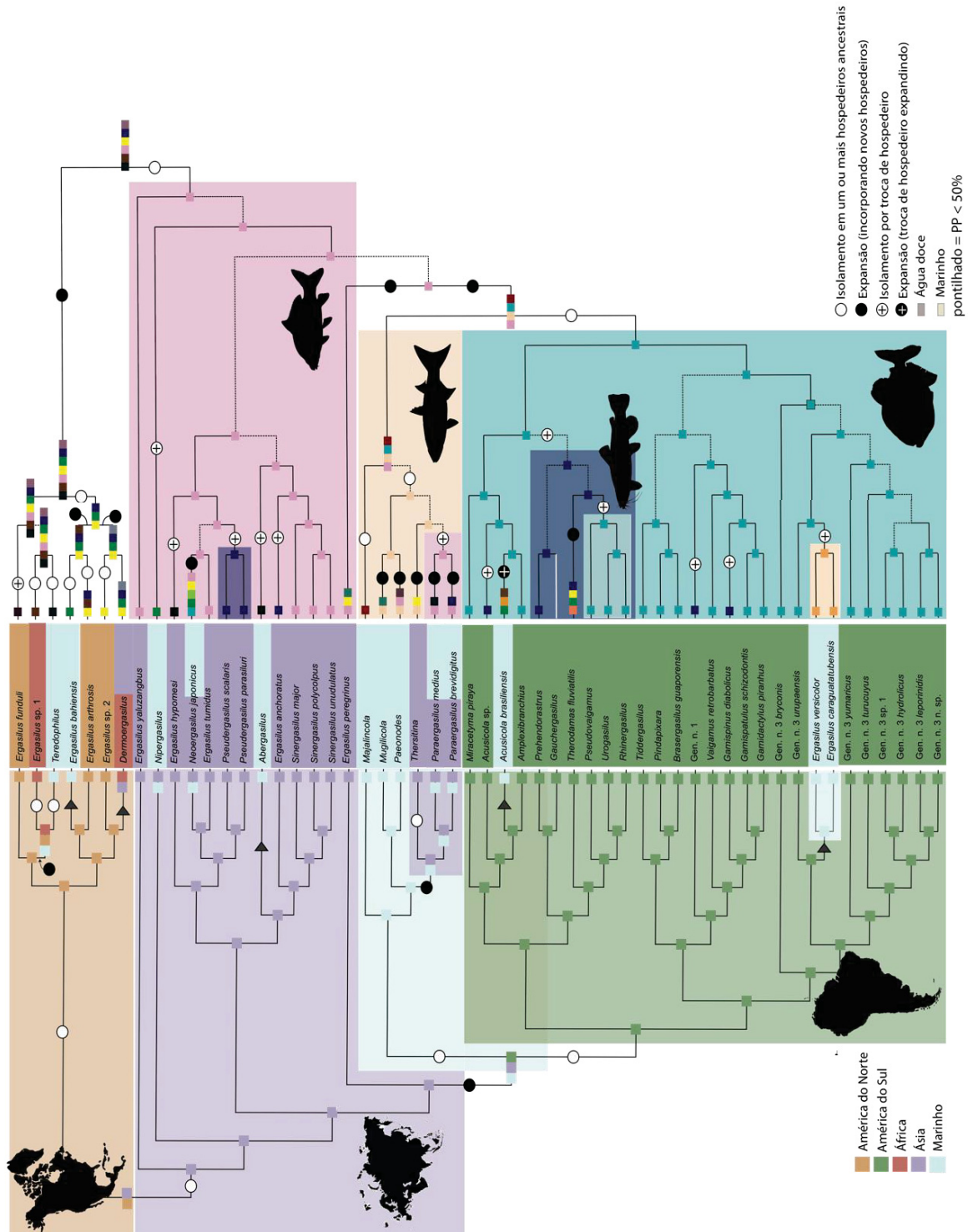


Figura 1: Otimização, conforme o algoritmo de Lieberman (2000), de hospedeiros sobre a filogenia Bayesiana de 54 táxons de Ergasilidae (Marques, Cap. 1). Nós resultantes de isolamento são indicados com círculos brancos, expansão são indicados com círculos pretos e troca de hospedeiros com círculos pretos com cruz. As cores dos quadrados referem-se às mesmas cores indicadas no cladograma de hospedeiros (inferior), representando a ordem a qual pertencem. A filogenia dos hospedeiros foi modificada de Betancur et al. (2017).

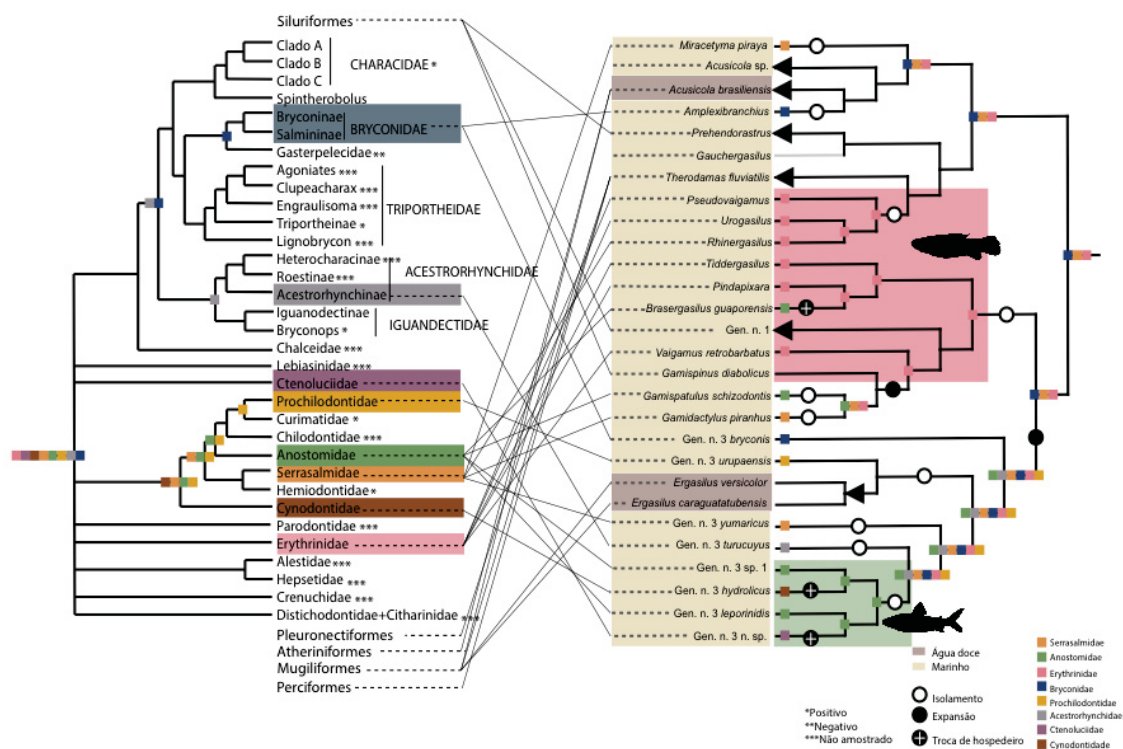


Figura 2: Otimização, conforme o algoritmo de Lieberman (2000), de hospedeiros sobre a filogenia Bayesiana de 26 táxons de Ergasilidae (Marques, Cap. 1). Nós resultantes de isolamento são indicados com círculos brancos, expansão são indicados com círculos pretos e troca de hospedeiros com círculos pretos com cruz. As cores dos quadrados referem-se às mesmas cores indicadas no cladograma de hospedeiros (esquerda). A filogenia dos hospedeiros foi modificada de Oliveira et al. (2011).

#### IV. Discussão

Apesar de eventuais limitações associadas (e discutidas abaixo) sobre a densidade amostral nesse estudo, fica claro que o padrão de diversificação dos Ergasilidae é mais dinâmico do que aquele que seria putativamente proposto pela escola de máxima co-especiação (Page, 2003). A diversificação dos Ergasilidae parece ter procedido através do aproveitamento das oportunidades de colonização e dispersão conferidas pelos seus hospedeiros do que por um processo passivo de diversificação vicariante (Fig. 1, 2).

Oportunidade e compatibilidade são considerados os dois fatores que regulam a capacidade de uma determinada linhagem de realizar a expansão do espectro de hospedeiros (Araújo et al., 2015). No processo de diversificação reconstruída nesse estudo, ambos os fatores são determinantes da distribuição geográfica e em hospedeiros desse grupo de copépodes parasitos. Compatibilidade, nesse caso, depende da capacidade da linhagem parasita de colonizar um novo hospedeiro, dependente da sua capacidade de fixação sobre a espécie hospedeira, de lidar com a defesa imune desse novo hospedeiro e de utilizar os recursos tróficos que ela representa – em suma, da capacidade da linhagem parasita de explorar o novo hospedeiro como substrato e recurso. Por outro lado, o hospedeiro deve ser capaz de manter uma população viável mesmo após colonizado por uma linhagem parasita. Se esses fatores não são satisfeitos, o relacionamento não perdura e, portanto, não é observável.

A capacidade dos Ergasilidae em incorporar novas espécies em seu rol de hospedeiros parece ser exemplificada pela distribuição geográfica e de hospedeiros de *Neoergasilus* spp. (vide anexo II). Esse é um gênero com espécies originalmente nativas da Ásia. Todavia, existem diversos estudos relatando a presença, através de um processo de invasão, de espécies de *Neoergasilus* em diferentes localidades no mundo (vide Tabela 17, Cap. 1) - ex. França (Lescher-Moutoué, 1979), Finlândia (Tuuha et al., 1992), Itália (Alfonso & Belmonte, 2010), Rússia (Dogiel & Akhmerov, 1952, Gussev & Smirnova, 1964), Índia (Kumari et al., 1988), Irã (Mirzaei & Khovand, 2015), em viveiros de aquicultura na América do Norte (Hayden & Rogers, 1998), Cuba (Prieto, 1985), México (Suárez-Morales et al., 2010; Suárez-Morales et al., 2013).

Recentemente *N. japonicus* foi registrado em ambiente natural na Amazônia Peruana, parasitando uma espécie nativa (Marques & Morey, em preparação). Essa capacidade só pôde ser revelada pela oportunidade proporcionada pela ação antrópica, na dispersão de seus hospedeiros primários (provavelmente Cyprinidae) ou secundário (ex. *Oreochromis niloticus*) em todo o mundo, relacionadas a prática de aquicultura. Dessa maneira, se a capacidade de *Neoergasilus* spp. reflete a capacidade geral de linhagens de Ergasilidae, a oportunidade deve ser determinante na distribuição geográfica e no espectro de hospedeiros utilizados para todas as linhagens da família. De fato, a integração das reconstruções históricas, hospedeiro e biogeográfica (Fig. 1, 2, anexo II) para os membros analisados nesse estudo apontam para esse padrão.

Um único evento na evolução dos Ergasilidae poderia ser vinculado a um processo vicariante (Fig. 1, anexo II). Apesar de Copepoda ser um grupo primariamente marinho (Boxshall & Defaye, 2007), Ergasilidae parece ter se originado em águas continentais tendo eventuais casos de retorno ao ambiente marinho (ex. *Majalincola*, *Mugilicola*, *Paeonodes*, *Acusicola brasiliensis*, *Ergasilus versicolor*, etc.). A primeira divergência da família aponta para um processo de isolamento subsequente a uma distribuição mais ampla em ambientes continentais na América do Norte e Eurásia. Isso parece sugerir um processo vicariante decorrente da separação da Laurásia a cerca de 66-30 Ma (Dietz & Holden, 1970).

Entretanto, uma origem mais tardia em um dos continentes derivados da Laurasia com subsequente dispersão não pode ser rejeitada. A filogenia dos Ergasilidae não pôde ser datada e a amostragem na América do Norte foi bastante limitada (com apenas 3 espécies amostradas). Adicionalmente, o cenário de diversificação observado na Eurásia parece sugerir uma extensa radiação evolutiva dos membros da família dentre os Cypriniformes, sugerindo uma colonização desse continente por uma única espécie ancestral e uma rápida incorporação de membros dessa família de hospedeiros, como indica a reconstrução ancestral (Fig. 1 B). Outra evidência de que vicariância não dominou o cenário de diversificação do grupo é o fato de que as poucas espécies coletadas da região Etiópica são filogeneticamente mais próximas de linhagens

do Neártico do que do Neotrópico, algo que seria esperado se essas espécies derivassem de padrões associados à separação do Godwana.

A partir desse evento basal na diversificação do grupo, nenhum único caso de co-filogenia (ou vicariância) foi detectado para as escalas geográficas e taxonômicas analisadas (Fig. 1). Em casos de co-filogenia espera-se ver congruência entre as filogenias de hospedeiros e parasitos. Tal congruência não foi visualizada nos resultados desse estudo. Processos de isolamento podem sugerir eventos de co-filogenia (e portanto, de co-especiação e vicariância), mas os isolamento detectados nesse estudo decorrem de especialização ou isolamento geográfico a partir de espectros de hospedeiros que não refletem ancestralidade imediata ou área ancestral comum.

O padrão que domina a reconstrução geográfica e de hospedeiros (Fig. 1, 2) é a incorporação de novos hospedeiros, próximos ou distantes filogeneticamente, no espectro de hospedeiros das linhagens ancestrais com subsequente isolamento ou troca imediata de hospedeiros, ocorrendo simultaneamente com a colonização (ou isolamento) em uma nova região biogeográfica. Esse processo é geralmente associado a uma aparente radiação evolutiva, provavelmente associada com o encontro (oportunidade) com linhagens de hospedeiros compatíveis na nova área colonizada. Esse cenário é especialmente evidente com a colonização (ou isolamento) dos Ergasilidae nos seguintes eventos: 1. A colonização (ou isolamento) no continente Eurásia e a diversificação do grupo observada nos Cypriniformes; 2. A colonização e diversificação no ambiente marinho, o qual foi, na sua maioria, associado a espécies de grupos reconhecidamente com movimentos migratórios entre ambiente continental, em especial os Mugiliformes; 3. A colonização de ambientes aquáticos continentais do Neotrópico e diversificação dentre espécies de Characiformes; 4. Colonização independente de novos grupos taxonômicos (clados) associado à diversificação, bem exemplificado pelas colonizações de Siluriformes na Eurásia e na região Neotropical; e 5. Processos de re-colonização de áreas e grupos ancestrais (ex. provavelmente através de conservadorismo evolutivo (vide Agosta, Nylin & Brooks, 2010), o qual é bem exemplificado pelo retorno ao ambiente continental da Eurásia associado com à re-colonização de espécies de Cypriniformes e pela re-colonização de

Characiformes na região Neotropical a partir de um clado mais recentemente associado a Siluriformes.

Adicionalmente, a radiação evolutiva dos Ergasilidae neotropicais não deriva de um processo de co-filogenia, o qual seria putativamente não detectável na escala taxonômica/evolutiva da análise inicial (Fig. 1). A hipótese de relacionamento histórico para os ergasilídeos neotropicais e seus hospedeiros (Fig. 2), agora considerados em nível de família gerou um cenário que corresponde ao cenário observado na análise prévia, em escala superior (ex. clados representados pelas ordens de hospedeiros). Essa segunda análise inclui ainda espécies de gêneros de hospedeiros que foram amostrados durante o esforço amostral do presente estudo e a indicação de hospedeiros reportados na literatura (Fig. 2; anexo II). Nenhum evento de co-filogenia pode ser detectado e a distribuição em hospedeiros das espécies analisadas refletem eventos de expansão, isolamento e trocas instantâneos de hospedeiros. Nesse nível de análise foram detectados possíveis eventos de radiação evolutiva (ex. e, Erythrinidae e Anostomidae) e re-colonização de ambiente marinho. A expansão e trocas de hospedeiros ocorreram entre espécies filogeneticamente próximas, mas também para espécies de hospedeiros de ordens filogeneticamente distantes da espécie hospedeira ancestral (Fig. 2).

A linhagem neotropical representa mais da metade dos táxons amostrados neste estudo, e é a região com o maior número de gêneros endêmicos no mundo (Boxshall & Defaye, 2007). Todos, como vimos acima, originados de uma única espécie ancestral. Essa grande diversificação pode estar relacionada com a grande abundância de famílias e gêneros exibida por Characiformes e demais ordens presentes na região. Characiformes, por exemplo, é um dos maiores componentes da ictiofauna de água doce no mundo, com cerca de 2.000 espécies reconhecidas na África e no Novo Mundo (Oliveira et al., 2011).

O clado composto pelas espécies Neotropicais de Ergasilidae possivelmente teve sua origem durante as transgressões marinhas que ocorreram no Pleistoceno na costa da América do Sul (Martin, 2003; Suguio et al., 1985; Martin et al., 1996; Angulo & Lessa, 1997; Weitzman et al., 1988). Tais eventos podem ter influenciado a história evolutiva das comunidades aquáticas,



promovendo episódios de conexão e isolamento de rios/microbacias, ocasionando misturas e extinções locais de espécies de hospedeiros e seus parasitos (Azambuja, 2016; Boeger et al., 2003; Boeger et al., 2015).

Os resultados do presente estudo suportam a afirmação de El-Rhasidy (1999) de que a maioria dos ergasilídeos de água doce da Região Neotropical provavelmente pertencem a uma única linhagem monofilética que diversificou na Região Amazônica. Um exemplo desse grupo é *Acusicola*, que apesar de ter sua origem na América do Sul, também pode ser encontrada na América do Norte. O autor sugere que *Acusicola* dispersou através da América Central e uma única espécie penetrou no Neoártico, sugerindo uma evidência de que o fechamento do gap do Panamá no Plioceno permitiu uma intensa dispersão da fauna em ambas as direções (norte/sul).

Entretanto, a reconstrução proposta nesse estudo parece sugerir o envolvimento de peixes da ordem Mugiliformes, animais com migração entre ambientes continentais e marinhos, na dispersão de ergasilídeos em grandes dispersões entre continentes. Portanto, Mugiliformes podem representar elementos fundamentais no processo de dispersão de longa distância através de trocas de hospedeiros por “stepping stone” (veja Braga et al., 2015; Araújo et al., 2015). Em diversos momentos da reconstrução geográfica e de hospedeiros, espécies de Mugiliformes parecem ter atuado como receptores e doadores de Ergasilidae de linhagens continentais de peixes. Ao moverem-se entre ambientes marinhos e continentais, seus parasitos entram em contato com potenciais novos hospedeiros. Isso parece ter ocorrido, como mencionado acima, diversas vezes nas reconstruções desse estudo, com especial destaque à origem do clado continental neotropical de Ergasilidae. De uma forma ampla, Mugiliformes representam pontes ecológicas de dispersão desse grupo e provavelmente de outros grupos parasitos.

Em síntese, a análise de diversificação de Ergasilidae é plenamente consistente com o cenário esperado sob o Paradigma de Estocolmo (Hoberg & Brooks, 2015), refletindo ainda o padrão geral observado para os processos evolutivos em outros grupos de associações biológicas Nylin et al. (2018). Não existe, nesse estudo, nenhuma evidência inequívoca de diversificação passiva



através de eventos de co-especiação como deveria ser esperado sob os preceitos da escola de máxima co-especiação (vide Page, 2002).

Parece razoável concluir que análises de co-evolução que utilizam protocolos e programas que buscam maximizar co-especiação através de proposição de eventos de duplicação (especiação simpátrica) e extinção de linhagens de parasitos resultam um cenário não realístico da evolução de associações biológicas. Por exemplo, na análise das Figuras 1 e 2, a ausência de ergasilídeos em ordens e famílias de peixes pode ser interpretada como eventos de extinção, de ausência secundária de linhagens de parasitos naquelas clados hospedeiros. Todavia, a constatação de que troca de hospedeiros é geralmente mais comum do que se espera, mesmo entre grupos filogeneticamente distantes, sugere que a distribuição observada de sistemas hospedeiro-parasitos reflete a interação entre capacidade (compatibilidade) e oportunidade (Araujo et al., 2015). Como reconhecido por Charles Darwin (1872, 6 edição): “... *there are two factors: namely, **the nature of the organism** [capacity] and the **nature of the conditions** [opportunity]. The former seems to be much more the important; for nearly similar variations sometimes arise under, as far as we can judge, dissimilar conditions; and, on the other hand, dissimilar variations arise under conditions which appear to be nearly uniform.*” Nesse caso, se capacidade existe, mas a oportunidade não se faz presente, a associação não ocorre. Isso – junto com esforço amostral e variação geográfica das associações - aparentemente explica muitas das “ausências” de associação entre hospedeiros e ergasilídeos observadas nas duas análises realizadas.

Troca de hospedeiros por *ecological fitting* aparentemente fundamentadas no *sloppy fitness space* das linhagens (vide Agosta, Nylin & Brooks, 2010) são extensas: recolonização de ambientes e grupos de hospedeiros ancestrais (i.e. conservacionismo filogenético); troca de hospedeiros filogeneticamente distantes (i.e. *resource tracking*). Oscilações (senso Janz & Nyklas, 2015) ficaram evidentes na aquisição ou expansão geográfica, e suportam a ideia de que especialização e generalização são processos ecológico históricos não definitivos (i.e. não existem linhagens especialistas ou generalistas). E, finalmente, Pulsos de Táxon (Erwin, 1985) foram observados no processo de dispersão das linhagens de ergasilídeos que, ao colonizar sequencialmente

novas áreas geográficas e novos grupos hospedeiros, apresentaram processos de extensa - e provavelmente, rápida – diversificação.

## V. Referências

Agosta, S.J., Janz, N.; Brooks, D.R., 2010. How specialists can be generalists: resolving the “parasite paradox” and implications for emerging infectious disease. *Zoologia*, 27, 2, 151-162.

Alfonso, G.; Belmonte, G., 2010. *Neoergasilus japonicus* (Harada, 1930): A new non-indigenous copepod for the Italian fauna. *Italian Journal of Zoology* 77, 2, 172-178.

Angulo, R.J.; Lessa, G.C., 1997. The Brazilian sea-level curves: a critical review with emphasis on the curves from the Paranaguá and Cananéia regions. *Marine Geology*, 140, 141-166.

Araújo, S.B.; Braga, M.P.; Brooks, D.R.; Agosta, S.J.; Hoberg, E.P.; von Hartenthal, F.W.; Boeger, W.A., 2015. Understanding host-switching by ecological fitting. *PLoS One*, 10, 10, 1-17.

Azambuja, L.P., 2016. Padrões de diversificação e associação histórica entre espécies de Gyrodactylidae (Plathelminthes, Monogenoidea) e seus hospedeiros no litoral do Paraná. 159 p. Tese (Doutorado em Microbiologia, Parasitologia e Patologia) - Departamento de Microbiologia, Parasitologia e Patologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

Balbuena, J.A., Míguez-Lozano, R.; Blasco-Costa, I., 2013. PACO: a novel procrustes application to cophylogenetic analysis. *PloS one*, 8, 4, p.e61048.

Bell, G.; Burt, A., 1991. The comparative biology of parasite species diversity: internal helminths of freshwater fish. *The Journal of Animal Ecology*, 60, 1047-1064.

Betancur, R.; Wiley, E.O.; Arratia, G.; Acero, A.; Bailly, N; Miya, M.; ... ; Orti, G., 2017. Phylogenetic classification of bony fishes. *BMC Evolutionary Biology*, 17, 1, 162.

Boeger, W.; Kritsky, D.; Pie, M., 2003 Context of diversification of the viviparous Gyrodactylidae (Platyhelminthes, Monogenoidea). *Zoologica Scripta*, 32, 437–448.

Boeger, W.A.; Marteleto, F.M.; Zagonel, L.; Braga, M.P., 2015. Tracking the history of an invasion: the freshwater croakers (Teleostei: Sciaenidae) in South America. *Zoologica Scripta*, 44, 3, 250-262.

Boxshall, G.A.; Defaye, D., 2007. Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. In *Freshwater Animal Diversity Assessment* (pp. 195-207). Springer, Dordrecht.

- Boxshall, G.A.; Halsey, S.H., 2004. *An introduction to copepod diversity*. Ray Society.
- Boxshall, G., Schminke, H.K., 2012. *Biology of Copepods: Proceedings of the Third International Conference on Copepoda* (Vol. 47). Springer Science & Business Media.
- Braga, M.P.; Razzolini, E.; Boeger, W.A., 2015. Drivers of parasite sharing among Neotropical freshwater fishes. *Journal of Animal Ecology*, 84, 2, 487-497.
- Brooks, D.R., 1979. Testing the Context and Extent of Host-Parasite Coevolution. *Systematic Biology* 28, 3, 299–307. doi:10.1093/sysbio/28.3.299.
- Brooks, D.R., 1988. Macroevolutionary comparisons of host and parasite phylogenies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 1, 235-259.
- Brooks, D.R.; McLennan, D.A.; V. León-Règagnon; Zelmer, D.,. 2006. Ecological fitting as a determinant of parasite community structure. *Ecology* 87 Supplement: S76–S85.
- Brooks, D.R.; Van Veller, M.G.; McLennan, D.A., 2001. How to do BPA, really. *Journal of Biogeography*, 28, 3, 345-358.
- Brooks, D.R.; McLennan, D.A., 2012. *The Nature of Diversity*. University of Chicago Press.
- Brune, A., 2016. Co-evolution of marine worms and their chemoautotrophic bacterial symbionts: unexpected host switches explained by ecological fitting? *Molecular Ecology*, 25, 13, 2964–2966. <http://doi.org/10.1111/mec.13688>
- Chandler, M.; Cabana, G., 1991) Sexual dichromatism in North American freshwater fish: do parasites play role?. *Oikos* 60, 322-328
- Charleston, M.A., 1998. Jungles: a new solution to the host/parasite phylogeny reconciliation problem. *Mathematical biosciences*, 149, 2, 191-223.
- Darwin, C. 1872. *The origin of species by means of natural selection*. London: John Murray, Albemarle Street. 443 pp.
- de Vienne, D M. 2013. Cospeciation vs Host-Shift Speciation: Methods for Testing, Evidence From Natural Associations and Relation to Coevolution. *New Phytologist* 198, 2, 347-385.
- Dietz, R.S.; Holden, J.C., 1970. Reconstruction of Pangaea: breakup and dispersion of continents, Permian to present. *Journal of Geophysical Research*, 75, 4939-4956
- Dogiel V.; Akhmerov, A., 1952. Parasitic Crustacea of fishes of the Amur. Uchenye Zapiski Leningradskogo Ordena Lenina Gosudarstvennogo Universiteta Imeni AA Zhdanova 141. *Seriya Biologicheskikh Nauk*, 28, 268–294.

- El-Rashidy, H.; Boxshall, G.A., 2001. The mesoparasitic genera of the Ergasilidae (Copepoda): with descriptions of new species of *Paenodes* Wilson and *Therodamas* Krøyer. *Systematic Parasitology*, 50, 3, 199-217.
- El-Rhasidy, H.H., 1999. Ergasilid Copepods and Grey Mullet. 468 p. Thesis. (Doctoral in Zoology) – Department of Zoology, The Natural History Museum.
- Hoberg E.P.; Francisco, W.H.; Boeger, W.A., 2015. "Understanding Host-Switching by Ecological Fitting." Edited by Ulrike Gertrud Munderloh. *PLoS ONE* 10, 10: e0139225–17. doi:10.1371/journal.pone.0139225.
- Erwin, T.L., 1985. The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles. *Taxonomy, phylogeny, and zoogeography of beetles and ants*, pp.437-472.
- Fitch, W. M., 1970. Distinguishing Homologous from Analogous Proteins. Gusev A.V. & T.S. Smirnova. 1964. Crustacea. In: Pavlovskii EN (ed), Key to the parasites of freshwater fish of the U.S.S.R. *Israel program for Scientific Translations*, 745-801.
- Harvey, J. A.; Ximénez de Embún, M. G.; Bukovinszky, T.; Gols, R., 2012. The roles of ecological fitting, phylogeny and physiological equivalence in understanding realized and fundamental host ranges in endoparasitoid wasps. *Journal of Evolutionary Biology*, 25, 10, 2139–214.
- Hayden K.J.; Rogers, W.A., 1998. *Neoergasilus japonicas* (Poecilostomatoida: Ergasilidae), a parasitic copepod new to North America. *Journal of Parasitology*, 84: 88–93.
- Hoberg, E.P.; Brooks, D.R., 2010. Beyond vicariance: integrating taxon pulses, ecological fitting, and oscillation in evolution and historical biogeography. *The biogeography of host-parasite interactions*, pp.7-20.
- Hoberg, E.P.; Brooks, D.R., 2015. Evolution in Action: Climate Change, Biodiversity Dynamics and Emerging Infectious Disease. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 370 (1665). The Royal Society: 20130553–53. doi:10.1098/rstb.2013.0553.
- Hughes, L.C.; Ortí, G.; Huang, Y.; Sun, Y.; Baldwin, C.C.; Thompson, A.W.; Arcila, D.; Betancur-R, R.; Li, C.; Becker, L.; Bellora, N., 2018. Comprehensive phylogeny of ray-finned fishes (Actinopterygii) based on transcriptomic and genomic data. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, p.201719358.
- Janz, N.; Nylin S., 2015. The Oscillation Hypothesis of Host-Plant Range and Speciation. In *Specialization, Speciation, and Radiation*, 203–15. University of California Press. doi:10.1525/california/9780520251328.003.0015.
- Janzen, D.H., 1987. Dan Janzen's thoughts from the Tropics 6. Habitat sharpening. *Oikos*, 48, 1, 3-4.
- Kumari, P.; Khera, S.; Gupta, N.P., 1988. On two new species of ectoparasites of freshwater fishes belonging to the genus *Neoergasilus* Yin (Ergasilidae: Copepoda). *Research Bulletin of the Panjab University Science* 39, 161–168.

- Lescher-Moutué F., 1979. Présence en France du Copépode Ergasilidae *Neoergasilus japonicus* (Harada, 1930). *Crustaceana* 37, 109–112.
- Lieberman, B.S., 2000. Paleobiogeography. Plenum/Kluwer Academic, New York.
- Lieberman, B.S., 2003. Paleobiogeography: the relevance of fossils to biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 51–69.
- Malcicka, M.; Agosta, S.J.; Harvey, J.A., 2015. Multi level ecological fitting: indirect life cycles are not a barrier to host switching and invasion. *Global Change Biology*, 21, 9. <http://doi.org/10.1111/gcb.12928>
- Marques, T.M., 2014 Taxonomic Revision And Morphological Phylogenetic Analysis of Known Species of *Ergasilus* (Crustacea: Poecilostomatoida, Ergasilidae) Parasites of Freshwater Neotropical Fishes. 103 p. Dissertação (Mestrado em Microbiologia, Parasitologia e Patologia) - Departamento de Microbiologia, Parasitologia e Patologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Martin, L., 2003. Holocene sea-level history along eastern-southeastern Brazil. *Anuário do Instituto de Geociências*, 26, 13-24.
- Martin, L.; Suguio, K.; Flexor, J.M.; Dominguez, J.M.L.; Bittencourt, A.C.S.P., 1996. Quaternary Sea-level history and variation in Dynamics along the central Brazilian coast: consequences on coastal plain construction. *Anais Academia Brasileira de Ciências*, 68, 303-354.
- Merkle, D.; Middendorf, M., 2005. Reconstruction of the cophylogenetic history of related phylogenetic trees with divergence timing information. *Theory in Biosciences*, 123, 4, 277-299.
- Mirzaei, M.; Khovand, H.; Kheirandish, R., 2015. The prevalence of non-indigenous parasitic copepod (*Neoergasilus japonicus*) spreads with fishes of pet trade in Kerman, Iran. *Journal of Parasitic Diseases*, 40, 4, 1283-1288.
- Montú, M.A.; Boxshall, G.A., 2002. *Gauchergasilus*, a new genus for *Ergasilus euripedesi* Montú, 1980, an abundant parasitic copepod from the Patos Lagoon in southern Brazil. *Systematic Parasitology*, 51, 1, 21-28.
- Nylin, S.; Agosta, S.; Bensch, S.; Boeger, W.A.; Braga, M.P.; Brooks, D.R.; Forster, M.L.; et al., 2018. Embracing Colonizations: a New Paradigm for Species Association Dynamics. *Trends in Ecology & Evolution* 33, 1, 4–14. doi:10.1016/j.tree.2017.10.005.
- Oliveira, C.; Avelino, G.S.; Abe, K.T., Mariguela, T.C.; Benine, R.C.; Ortí, G.; Vari, R.P.; Castro, R.M.C., 2011. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. *BMC evolutionary biology*, 11, 1, p.275.
- Page, R.D. (Ed.). 2003. *Tangled trees: phylogeny, cospeciation, and coevolution*. University of Chicago Press.
- Page, R.D.M., 1995. Parallel phylogenies: Reconstructing the history of host – parasite assemblages. *Cladistics* 10, 155–173.



- Poulin, R., 1991. Group-living and the richness of parasite fauna in Canadian freshwater fishes. *Oecologia* 86, 390-394.
- Poulin, R., 1992. Determinants of host specificity in parasites of freshwater fishes. *International Journal for Parasitology* 22, 753-758.
- Poulin, R., 2004. Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. *Basic and Applied Ecology*, 5, 5, 423-434.
- Poulin, R.; Morand, S., 2000. The diversity of parasites. *The quarterly review of biology*, 75, 3, 277-293.
- Price, P.W.; Clancy, K.M., 1983. Patterns in number of helminth parasite species in freshwater fishes. *The Journal of Parasitology*, 449-454.
- Prieto A.; E. Fajer, E.; Vinjoy, M., 1985. *Neoergasilus japonicus* (Copepoda: Ergasilidae) en peces en cultivo intensivo en Cuba. *Revista de Salud Animal* 7, 407-410.
- Ricklefs, R.E., 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology letters*, 7, 1, 1-15.
- Ronquist, F., 1995. Reconstructing the history of host-parasite associations using generalised parsimony. *Cladistics*, 11, 1, 73-89.
- Suárez-Morales E.; Mercado-Salas, N., 2013. The non-indigenous parasitic copepod *Neoergasilus japonicus* (Harada, 1930) (Cyclopoida) from central Mexico: the earliest invasion in continental America. *BiolInvasions Records*, 2, 3, 201-206.
- Suárez-Morales E.; Paredes-Trujillo, A.; González-Solís, D., 2010. The introduced Asian parasitic copepod *Neoergasilus japonicus* (Harada) (Cyclopoida: Ergasilidae) from endangered cichlid teleosts in Mexico. *Zoological science* 27, 851-855.
- Suguoio, K.; Martin, L.; Bittencourt, A.C.S.P.; Dominguez, J.M.L.; Flexor, J.M.; Azevedo, A.E.G., 1985. Flutuações do nível relativo do mar durante o Quaternário Superior ao longo do litoral brasileiro e suas implicações na sedimentação costeira. *Revista Brasileira de Geociências*, 15, 273-286.
- Tuuha, H.; Valtonen, E.T.; Taskinen, J., 1992. Ergasilid copepods as parasites of perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* in Central Finland – seasonality, maturity and environmental influence. *Journal of Zoology* 228, 405-422.
- Walter, T.C.; Boxshall, G., 2018. World of Copepods database. Ergasilidae Burmeister, 1835. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=128571> Acesso: 2018-11-25
- Weitzman, S.H.; Menezes, N.A.; Weitzman, M.J., 1988. Phylogenetic biogeography of the glandulocaudini (Teleostei: Characiformes, Characidae) with comments on the distribution of other freshwater fishes in eastern and southeastern Brazil. In *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns* (Vol.379, p. 427. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências.

Wernery, U.; Kaaden, O.R. (Eds.), 2002. *Infection with Trematodes (Flukes)*. In *Infectious Diseases in Camelids* (pp. 377–386). Oxford, UK: Blackwell Science Ltd.



## CAPÍTULO III

### DESCRIÇÃO DE NOVOS TÁXONS

## I. Introdução ao capítulo

Durante o presente trabalho, foram realizados coletas e empréstimos de material (vide cap. 1). Dentre as amostras analisadas e material proveniente de outros pesquisadores foram encontradas novas espécies pertencentes à Ergasilidae. Uma nova espécie pertencente a *Ergasilus*, *Dermoergasilus* Ho & Do, 1982 e dois novos gêneros. Além disso, durante a revisão taxonômica foi pertinente a proposta de um novo gênero, *Tiddergasilus* gen. n., para alocar *E. iheringi*, Tidd, 1942. Desta forma, o objetivo do presente capítulo é descrever e ilustrar os novos táxons.

Este capítulo foi formulado em formato de artigos científicos, cada um deles apresentando suas respectivas introduções, metodologias, resultados e discussões. Um total de 5 artigos são apresentados, dois deste foram publicados (*Ergasilus turkayi*; *Tiddergasilus iheringi*) e um foi submetido (Gen. n. 1) (as revistas são apontadas nas notas de rodapé). Os demais foram formatados de acordo com as revistas de interesse.

*Ergasilus turkayi* n. sp. (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae): a gill parasite of *Serrasalmus hollandi* Jégu, 2003 (Characiformes, Serrasalminidae) from the Paragua River, Bolivia. <sup>1</sup>

Taísa M. Marques<sup>1</sup>, Luan Clebsh<sup>1</sup>, Leslie Córdova<sup>2</sup> e Walter A. Boeger<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratório de Ecologia Molecular e Parasitologia Evolutiva, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brazil.

<sup>2</sup>Unidade de Limnologia e Recursos Acuáticos, Cochabamba, Bolivia.

## ABSTRACT

A new parasitic copepod species, *Ergasilus turkayi* n. sp., found on the gills of the Holland's piranha, *Serrasalmus hollandi* Jégu, 2003, in the Paragua River, Bolivia, is described based on 10 adult females. The new species presents a triangular-shaped cephalothorax, spinules on interpodal plates and aesthetascs on antennule - two aesthetascs on the sixth, and one aesthetasc plus two setae on the fifth segment. Additionally, the second abdominal somite of *E. turkayi* n. sp. bears an anal pseudoperculum, a dorsal and elongate projection which is usually absent or vestigial in poecilostome families within the Cyclopoida but that was never reported in species of Ergasilidae.

KEY WORDS: Copepod, *Ergasilus*, parasite, Actinopterygii, Neotropics.

## INTRODUCTION

Ergasilidae von Nordmann, 1832 is one of the major families of Poecilostomatoida (Cyclopoida) and comprehends 27 genera of parasitic copepods found in marine, brackish, and freshwater environments worldwide. The majority of the ergasilids parasitizes the gill filaments, gill rakers, nasal cavities and body surface of fish species (Boxshall and Defaye, 2007). Species of Ergasilidae share a unique life cycle: only fertilized females are parasitic, being the phase most widely used for the description and determination of most species (Boxshall and Defaye, 2007). Species of Ergasilidae feed on host tissue and are considered a pest in aquaculture (Kabata, 1970).

Presently, 69 species of Ergasilidae are known from Brazilian fishes (see Marques, 2017). In South America, only five species have been reported outside Brazil: *Ergasilus argulus* Cressey and Collette, 1970; *Ergasilus pitalicus* Thatcher, 1984 and *Ergasilus curticus* Muriel-Hoyos et al., 2015, all from Colombian fish hosts, plus *Ergasilus parabahiensis* El-Rashidy and Boxshall, 1999, from Guyana, and *Ergasilus ecuadorensis* El-Rashidy and Boxshall, 2002, from Ecuador. The species proposed herein, *Ergasilus turkayi* n. sp., is the first described from Bolivia. The specimens used for the description were collected

---

<sup>1</sup> Artigo publicado na Revista Nauplius, 25: e2017020

from the gills of the Red-Hook Piranha, *Serrasalmus hollandi* Jégu, 2003, a characiform distributed along the Madeira River subbasin (Amazon River basin) in Bolivia.

## MATERIALS AND METHODS

Fish hosts, *S. hollandi*, were collected in September 2005 from the Paragua River (13°32'24.8"S 61°49'27.4"W), near confluence with the Iténez River (Amazon basin), Province Beni, Bolivia. Gills were removed and fixed in 5% formalin; copepod parasites were removed, fixed and stored in 95% ethanol.

Copepods were cleared in lactic acid and mounted in Hoyer's mounting medium (prepared according to Humason, 1979). Whenever necessary, specimens were dissected with the help of acupuncture needles. Illustrations were made with the aid of an Olympus BX51 microscope with DIC illumination and camera lucida. All measurements are in micrometres; measurements are presented by the range followed by the mean and the number of measurements in parentheses). Type specimens are deposited in the Helminthological Collection of the Instituto Oswaldo Cruz, Brazil.

Six specimens used for scanning electron microscopy were dehydrated in an increasing ethanol series. The specimens were critical-point dried with CO<sub>2</sub> and sputter-coated with gold. The images were made with a TESCAN VEGA3 LMU scanning electron microscope at an accelerating voltage of 15.0 kV. All procedures were performed at the "Centro de Microscopia Eletrônica, Universidade Federal do Paraná (CME-UFPR)."

## SYSTEMATICS

Order Cyclopoida Burmeister, 1834  
Ergasilidae Burmeister, 1835  
*Ergasilus* von Nordmann, 1832  
(Figs, 1,2)

Type host. *Serrasalmus hollandi* Jégu, 2003.

Site on host. Gill filaments.

Type locality. River Paragua, near confluence with Iténez River (Amazon basin), 13°32'24.8"S 61°49'27.4"W, Province Beni, Bolivia.

Type specimens. Holotype: adult female (CHIOC 38685a). Paratype specimens: 9 female specimens (CHIOC 38685b-q).

Etymology. The specific name is in honor of the late Dr. Michael Türkay (Research Institute and Natural History Museum Senckenberg (Frankfurt am Main, Germany) for his extensive contributions to the study of Crustacea.

DESCRIPTION. Adult female (Fig. 1A–I) [based on 10 specimens]. Body length from anterior margin of prosome to posterior of caudal rami 522–689 µm (603; n

= 10). Body comprising prosome and urosome, bearing multiple small sensilla along entire body (Fig. 2C); prosome consisting of non-inflated, triangular cephalosome and 4 pedigerous somites. Rostrum presenting a row of frontal sensilla. Cephalosome and first pedigerous not fused. Cephalosome less than twice width, comprising more than 50% of body length. Urosome (Fig. 1C) consisting of 5 pedigerous somite, double genital somite, 3 free abdominal somites. Double-genital somite barrel-shaped, nsetaing posteriorly, ventral surface lacking spinules. Abdominal somites with row of spinules on postero-ventral margins. Second abdominal somite presenting a blunt pseudoperculum (Fig. 2A, B). Caudal ramus longer than wide, armed with one long, one median, and two smaller lateral setae; spinules absent. Two long egg sacs with 2–3 rows of eggs.

Antennule (Fig. 1F) with 6 segments, tapering distally, aesthetascs present on fifth and sixth segments. Setal formula: 1:9:5:4:1+1 ae: 5+2 ae.

Antenna (Fig. 1B) comprising coxobasis, three segmented endopod, and terminal claw. Coxobasis short, presenting tiny distal seta at inner distal corner; membrane between coxa and first segment of endopod not inflated. First endopodal segment with length/width ratio approximately 3; sensillum near mid length. Second segment curved, as long as first segment, presenting proximal sensillum and small distal sensillum. Third endopodal segment with single seta. Claw evenly curved, with small pit (fossa) distally on concave margin.

Mouthparts (Fig. 1D) comprising mandible, maxilla and maxillule; maxilliped absent. Mandible with median and posterior blades; anterior blade absent; median blade completely toothed. Basis of maxilla partially toothed, with a sensillum on proximal region, spinulated setae on maxilla absent. Two setal elements on maxillule present.

Interpodal plates (Fig. 1E) of all legs ornamented with spinules ventrally, variable in number and distribution among plates. Swimming legs 1–4 biramous and with separate coxa and basis. Armature of legs (setae, Arabic numerals; spines, Roman numerals) as in Tab. 1.

Leg 1 (Fig. 1G). Coxa with smooth margins, lacking spinules; basis with smooth margins, lacking spinules, with proximal outer seta. Exopod with 3 segments; first segment pilose on inner margin, with spinules distally on outer margin, lacking inner seta, distal spine on outer margin present; second segment with spinules on entire outer margin, with one seta, distal spine absent; third segment with spinules distally on outer margin, with one pectinate seta and four pilose setae, two distal spines spinulated. Endopod with 2 segments; first segment not pilose, with spinules on entire outer margin, with one seta; second segment with spinules on entire outer margin, with five setae and two straight spines, only outer spine spinulated.

Legs 2 and 3 similar (Fig. 1H). Coxa ornamented with spinules; basis lacking spinules, with proximal seta. Exopod presenting 3 segments; first segment twice as long than wide, pilose on inner and outer sides, with spinules on all outer margin with non-spinulated distal spine, lacking seta; second segment with spinules on entire outer margin, with one seta, distal spine absent; third segment with spinules on entire outer margin, with six setae and one non-spinulated spine. Endopod with 3 segments; first segment pilose on outer side, with spinules on entire outer margin, with one seta; second segment not pilose, with spinules on entire outer margin, with two setae, distal spine absent; third segment with spinules on entire outer margin, with four setae and one non-spinulated distal spine.

Leg 4 (Fig 1I). Coxa ornamented with spinules; basis presenting single small proximal seta. Exopod with 2 segments; first segment pilose on inner margin, lacking spinules, lacking seta, with one non-spinulated distal spine; second segment lacking spinules, with four setae and one non-spinulated distal spine. Endopod with 2 segments; first segment pilose on outer side, with spinules on entire outer margin and one seta; second segment with spinules on entire outer margin, with five setae and one non-spinulated distal spine. Leg 5 (Fig. 1C). Reduced to 2 unequal setae.

Table 1. *Ergasilus turkayi* n. sp., armature of legs (setae, Arabic numerals; spines, Roman numerals).

	Coxa	Basis	Exopod	Endopod
Leg 1	0-0	0-1	I-0; 0-1; II*-4	0-1; II-5
Leg 2	0-0	0-1	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-2; I-4
Leg 3	0-0	0-1	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-2; I-4
Leg 4	0-0	0-1	I-0; I-4	0-1; I-5

\*Pectinated seta

## DISCUSSION

Some species from Brazil have the triangular-shaped cephalothorax not fused with the first pedigerous somite, such as *Ergasilus bryconis* Thatcher, 1981, *Ergasilus holobryconis* Malta and Varella, 1986, *Ergasilus coatiarus* Araujo and Varella, 1998, *Ergasilus jaraquensis* Thatcher and Robertson, 1982, *Ergasilus urupaensis* Malta, 1995, and the new species. Furthermore, *E. pitalicus*, *Ergasilus leporinidis* Thatcher, 1981, and *Ergasilus hypophthalmi* Boeger, Martins and Thatcher, 1993 presents the interpodal plates ornamented with spinules, similar to those observed in *E. turkayi* n. sp. The new species also possess a 2-segmented exopod on Leg 4, with a partly fused second and third

exopodal segments, a feature also present in *Ergasilus salmini* Thatcher and Brasil-Sato, 2008, *Ergasilus chelangulatus* Thatcher and Brasil-Sato, 2008, and *E. jaraquensis*.

However, *E. turkayi* n. sp. can be differentiated from these by the number of setae and aesthetascs on the antennule - two aesthetascs on the sixth, and one aesthetasc plus two setae on the fifth segment. Additionally, the second abdominal somite of *E. turkayi* n. sp. bears an anal pseudoperculum, a dorsal and elongate projection which is a character previously known, although rare, in species of Harpacticoida and Calanoida (Lee and Yoo, 1998; Ohtsuka et al., 2002; Karanovic et al., 2015). In poecilostome families within the Cyclopoida it is usually absent or vestigial (Böttger-Schnack and Huys, 2001; Boxshall and O'Reilly, 2015; Moles et al., 2015). Until now, this structure was not reported in any species of Ergasilidae.

*Ergasilus turkayi* n. sp. presents a pinnate (falciform) seta on the third exopodal segment of the first pair of legs accompanied by four pilose setae, which is a trait shared with other Neotropical species of *Ergasilus*.



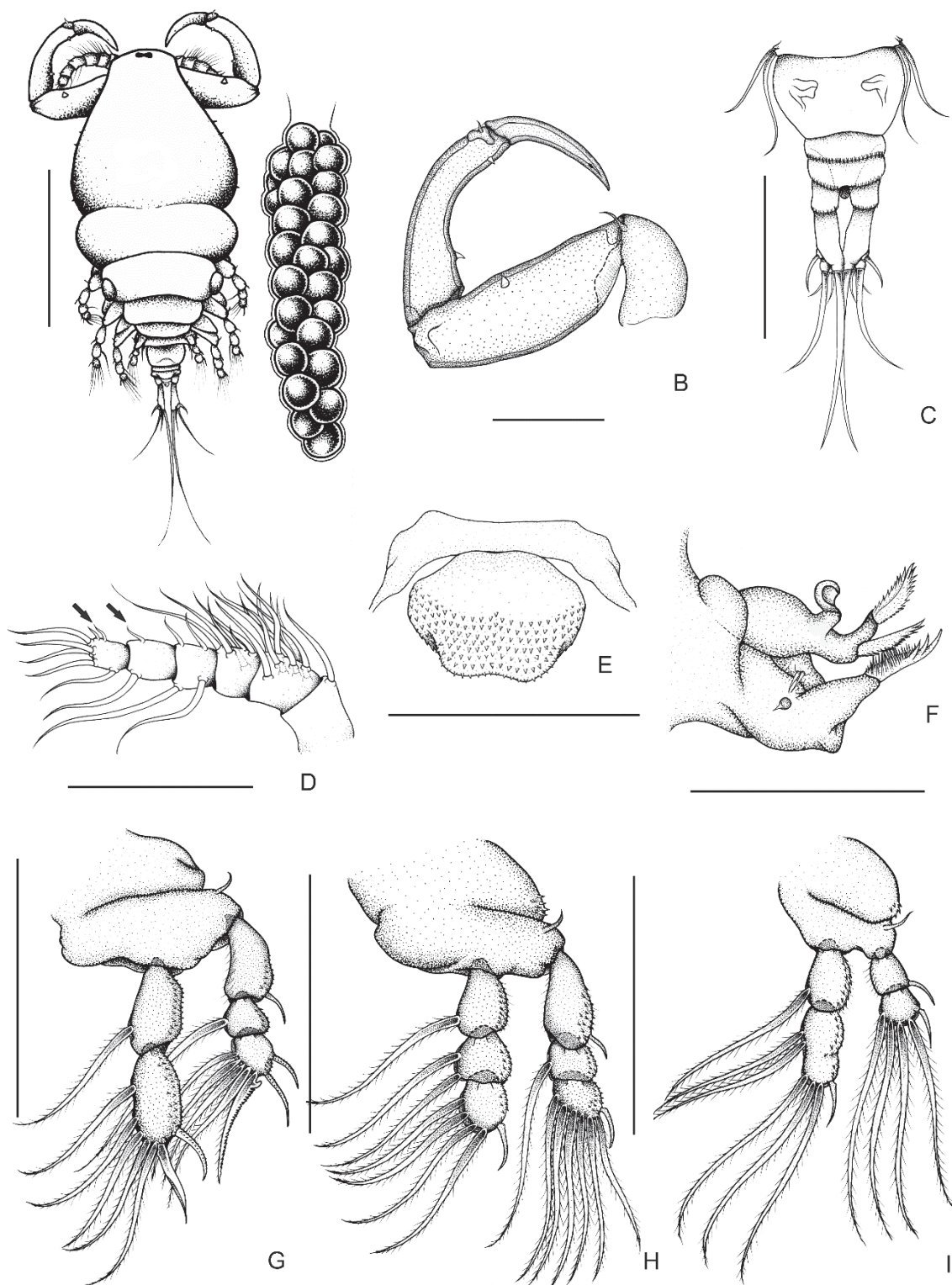


Figure 1. *Ergasilus turkayi* n. sp., adult female, egg sac. A, Dorsal view; B, antenna; C, abdomen and caudal rami; D, antennule, setae pointing to aesthetascs; E, interpodal plates; F, mouthparts; G, leg 1; H, leg 2; I, leg 4. Scale bars: A, 150 µm; B, C, F–I, 50 µm; D, E, 25 µm.

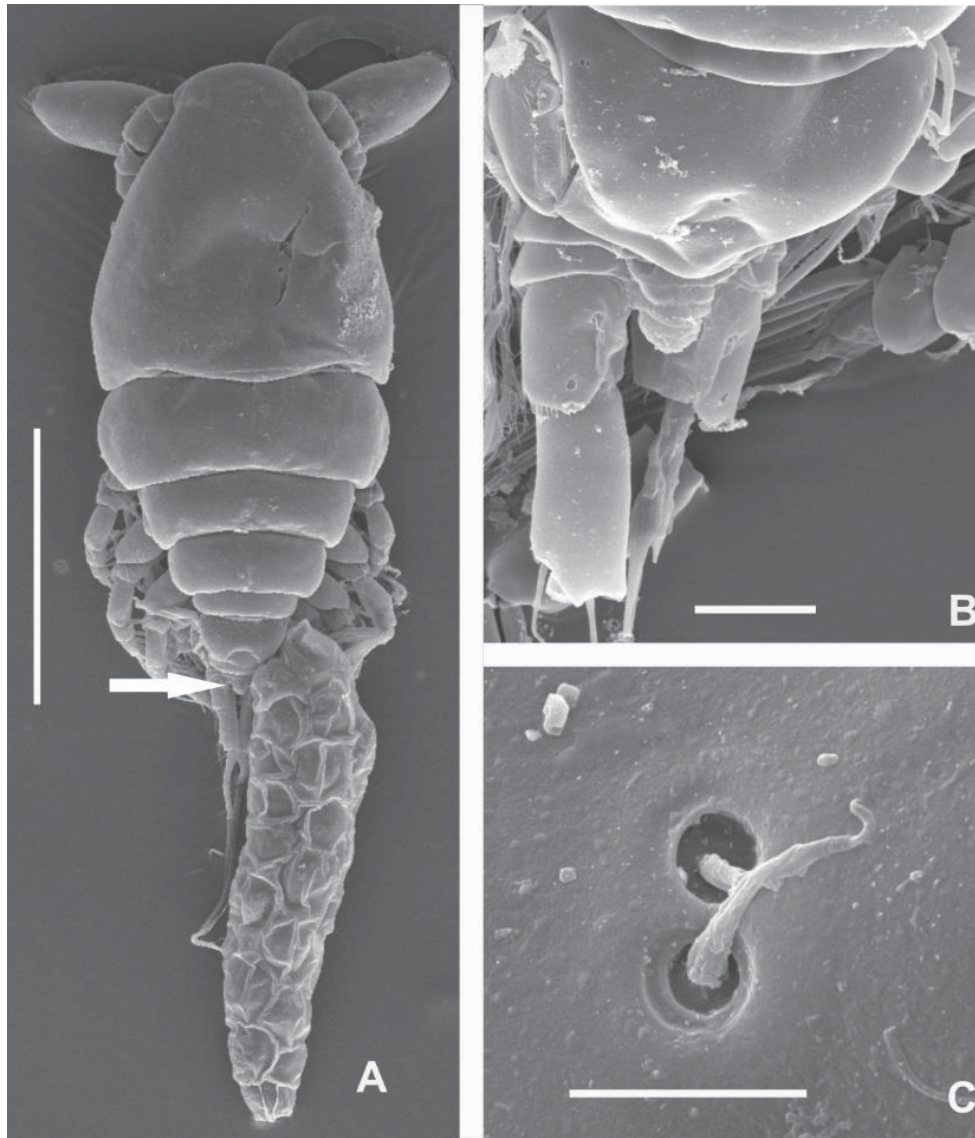


Figure 2. Scanning electron microscopy of *Ergasilus turkayi* n. sp., adult female. A, Dorsal view, seta pointing the U-shaped dorsal pseudopericulum in the anal somite; B, closer dorsal view of the pseudopericulum; C, multiple small sensilla distributed along the entire body. Scale bars: A, 200  $\mu$ m; B, 20  $\mu$ m; C, 5  $\mu$ m.

## REFERENCES

- Böttger-Schnack, R. and Huys, R. 2001. Taxonomy of Oncaeidae (Copepoda, Poecilostomatoida) from the Red Sea. III. Morphology and phylogenetic position of *Oncaea subtilis* Giesbrecht, 1892. *Hydrobiologia*, 453/454: 467–481.
- Boxshall G.A. and Defaye, D. 2007. Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 195–207.
- Boxshal, G. A. and O'Reilly, M. 2015. The first parasitic copepod from a scaphopod mollusc host. *Systematic Parasitology*, 90: 113–124.
- Humason G.L. 1979. Animal Tissue Techniques. San Francisco, W. H. Freeman and Company, 661p.

Kabata, Z.Z. 1970. Crustacea as enemies of fishes. *In*: S.F. Snieszko and H.R. Axelrod (series eds.), Diseases of Fishes, Book 1. Diseases of Fishes. Jersey City, NJ, TFH Publications, 171p.

Karanovic, T.; Eberhard, S.; Cooper, S. J. B. and Guzik, M. T. 2015. Morphological and molecular study of the genus *Nitokra* (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida) in a small palaeochannel in Western Australia. *Organisms Diversity and Evolution*, 15: 65–99.

Lee, W. and Yoo, K-I. 1998. A new species of *Neocervinia* (Copepoda: Harpacticoida: Cerviniidae) from the hyperbenthos of the Hatsushima cold-seep site in Sagami Bay, Japan. *Hydrobiologia*, 377: 165–175.

Marques, T. 2017. Ergasilidae. *In*: Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. PNUD. Available at <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/101782>. Accessed on 14 Feb. 2017.

Moles, J.; Avila, C. and Hoi-Kim, I. 2015. *Anthessius antarcticus* n. sp. (Copepoda: Poecilostomatoida: Anthessiidae) from Antarctic waters living in association with *Charcotia granulosa* (Mollusca: Nudibranchia: Charcotiidae). *Journal of Crustacean Biology*, 35: 97–104.

Ohtsuka, S.; Nishida, S. and Nakaguchi, K. 2002. Three new species of the genus *Macandrewella* (Copepoda: Calanoida: Scolecitrichidae) from the Pacific Ocean, with notes on distribution and feeding habits. *Journal of Natural History*, 36: 531–564.

Proposal of *Tiddergasilus* gen. n. (Ergasilidae, Cyclopoida) for *T. iheringi* Tidd, 1942 comb. n. from the gills of *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae, Characiformes) from Brazil.<sup>2</sup>

Taísa M. Marques<sup>1,2</sup>, Walter A. Boeger<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratório de Ecologia Molecular e Parasitologia Evolutiva, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brazil.

<sup>2</sup> Departamento de Patologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brazil.

## Abstract

*Ergasilus* is the most representative genus of Ergasilidae. The first species of this genus described on Neotropical Region was *Ergasilus iheringi* Tidd, 1942, from the gills of *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794). Since then, 35 new species of Ergasilidae were described in the Neotropics. However, reanalysis of available type specimens of *E. iheringi* revealed significant differences from the known species of *Ergasilus*, suggesting that it represents a member of a distinct genus. Consequently, we propose *Tiddergasilus* gen. n. (Ergasilidae, Cyclopoida) to accommodate *T. iheringi* Tidd, 1942 comb. n. The species was re-examined and redescribed based on available type specimens. *Tiddergasilus* gen. n. is characterized by species with exopod of leg 4 2-segmented; antenna small and robust, with a short second segment, and claw with a projection similar to a fish-hook barb. A phylogenetic analysis, based on a matrix of 15 taxa and 16 morphological characters in PAUP\* software 4.0a152, resulted in 15 equally parsimonious trees. Based on this analysis, *Tiddergasilus* is most closely related to Neotropical species of *Ergasilus*, by sharing antennule of 6-segments.

KEYWORDS. Copepoda, Ergasilidae, taxonomy

## INTRODUCTION

*Ergasilus* von Nordmann, 1832 is the oldest and more representative genus of Ergasilidae, including presently more than 150 valid species (Walter and Boxshall 2017), distributed on all continents, with the exception of Antarctica (Laverda et al. 2007; Boxshall and Defaye 2008). The Neotropical Region has the richest freshwater fauna of parasitic ergasilids (Boxshall and Defaye 2008). The first representative of Ergasilidae described in the Neotropics was *E. iheringi* Tidd, 1942, a gill parasite of *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794). Since then, 35 new species of Ergasilidae were described in the neotropics, members of known and newly proposed genera.

---

<sup>2</sup> Artigo publicado na Revista ZOOLOGIA 35: e21577



Reanalysis of available type specimens of *E. iheringi* revealed significant differences from the remaining species of *Ergasilus*, suggesting that it represents a member of a distinct genus, yet unknown to science. Thus, in this study, we redescribe the species, re-evaluate the phylogenetic relationship of the species and, consequently, we proposed a new genus, *Tiddergasilus* gen. n., to accommodate the species originally described by Tidd (1942).

## MATERIALS AND METHOOS

The specimens were obtained through a loan from the collection of United States National Museum. Nine adult females preserved in ethanol were cleared with lactic acid, mounted in temporary slides, and examined under a BX51 DIC microscope. One specimen was dissected with glass microprobes and mounted in Hoyer's mounting medium (Humason 1979) on a semi-permanent slide. Illustrations were prepared with a camera lucida attached to the microscope. All the measurements were expressed in micrometers. A parsimony analysis was performed with a matrix of 15 taxa and 16 morphological characters using PAUP 4.0a152 (Swofford 2002). Characters were based on newly defined and series used in previous phylogenetic analyses (Amado et al. 1995; Tang and Kalman 2008). The included taxa are those genera with species occurring in the freshwater habitats of the Neotropical Region. Species of these genera form a putative monophyletic group, as suggested by the sharing of endopod of leg 1 with 2 segments. Rooting was based on functional outgroup determined on preliminary phylogenetic analysis of known genera of Ergasilidae. Three genera were chosen as functional outgroups: *Acusicola*, *Miracetyma*, and *Amplexibranchius*. Species of these genera are characterized by having a latching groove in the third segment for receiving the opposite claw (Thatcher 1984). Clade stability was measured using Bremer's support (Bremer 1994). All character-states were equally weighted and non-applicable character states were coded as 'missing'. A heuristic search analysis consisted of 1,000 random stepwise-addition replicates. Character matrix and morphological character states are presented in Tables 1 and 2.

Table 1: Morphological characters used in the analysis of the genera of the Ergasilidae in the Neotropical Region; the number in parentheses indicates the code of each state.

No. Characters	
1	Rostral spine absent (0), or present (1)
2	Retrostylets absent (0), or present (1)
3	Antennule 7-segmented (0), 6-segmented (1), or 5-segmented (2)
4	Latching antenna absent (0), or present (1)
5	Second segment of antennae normal (0), reduced (1), or absent (2)
6	Antenna tipped with 4 claws (0), 3 claws (1), 2 claws (2), or 1 claw (3)
7	Claw short (0), or elongated (1)
8	Leg 1 endopod 3-segmented (0), or 2-segmented (1)

- 9 Leg 1 second endopodal segment normal (0), or modified (1)
- 10 Spines on Leg 1 endopod present (0), or absent (1)
- 11 Spines on Leg 2 exopod absent (0), or present (1)
- 12 Spines on Leg 2 endopod present (0), or absent (1)
- 13 Leg 4 biramous (0), represented by one seta (1), or absent (2)
- 14 Leg 4 exopod 3-segmented (0), 2-segmented (1), or 1-segmented (2)
- 15 Leg 4 endopod 3-segmented (0), 2-segmented (1), or 1-segmented (2)
- 16 Egg sac with multiple rows (0), or composed of single row (1)

Table 2: Character matrix for 16 morphological characters used in the analysis of the genera of the Ergasilidae in Neotropical Region

Taxa	Characters															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Acusicola</i>	0	0	2	1	0	3	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Amplexibranchius</i>	0	0	2	1	0	3	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Brasergasilus</i>	0	0	1	0	2	3	1	1	0	0	1	0	1	-	-	1
<i>Ergasilus</i>	0	0	1	0	0	3	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0
<i>Gamidactylus</i>	0	1	2	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Gamispatulus</i>	1	1	2	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Gamispinus</i>	0	1	2	0	0	3	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1
<i>Gauchergasilus</i>	0	0	2	0	0	3	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Miracetyma</i>	0	0	2	1	0	3	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Pindapixara</i>	0	0	1	0	1	3	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Prehendorastrus</i>	0	0	2	0	0	3	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Pseudovaigamus</i>	1	1	2	0	0	3	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Rhinergasilus</i>	0	0	2	0	1	3	1	1	0	1	1	0	1	-	-	1
<i>Tiddergasilus</i>	0	0	1	0	1	3	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0
comb. n.																
<i>Vaigamus</i>	1	1	1	0	0	3	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1

## TAXONOMY

Ergasilidae Burmeister, 1835

*Tiddergasilus* gen. n.

Diagnosis: Adult female body comprising prosome and urosome; cephalosome well defined; antenna prehensile presenting coxobasis, two segments, hooked claw; antennule 6-segmented; mandible presenting two blades (median and posterior), basis of maxilla partially toothed on convex margin; four pairs of legs; leg 1 exopod 2-segmented, endopod 2-segmented; legs 2 and 3 differ in number of setae on endopod; legs 2 and 3 exopod and endopod 2-segmented; leg 4 exopod 2-segmented, endopod 2-segmented; abdominal somites with spinules ventrally; caudal rami armed with 4 setae, egg sac long with 2-3 rows of eggs.

Type species: *Tiddergasilus iheringi* Tidd, 1942 comb. n.

Etymology: The generic epithet is in honor of Wilbur M. Tidd, author of *Ergasilus iheringi*.

*Tiddergasilus iheringi* (Tidd, 1942) comb. n.

#### Taxonomic summary

Type Host: *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1974)

Site on host: Gill filaments.

Type locality: Campina Grande, Paraíba, Brazil.

Male: Unknown

Type specimens: Holotype and Paratype in U. S. Nat. Mus. Coll. Catalog N° 79255.

#### Redescription (based on 9 females):

Body comprising prosome and urosome; prosome consisting of non-inflated cephalosome, rostrum broad and well defined. Cephalosome well defined. Cephalosome and first pedigerous somite partially fused. Cephalothorax length less than twice the width, more than half body length. Antennule 6-segmented, tapering distally, with 23 setae, aesthetascs not observed. Antenna with coxobasis, 2-segmented endopod, and terminal claw. Coxobasis short, with a small distal seta at inner distal corner, the membrane between coxobasis and first endopodal segment not inflated; first endopodal segment lacking spinules on internal margin, submedian sensillum present, lacking cuticular elevation; second segment shorter than the first segment, lacking sensillum; claw with a marked hook shape. Mouthparts comprising mandible and maxilla; maxillule not observed - although reported in original description; mandible with middle and posterior blades, anterior blade absent, middle blade toothed along the posterior edge; maxilla lacking spinulate setae; basis partially toothed on convex margin. Swimming legs 1–4 biramous each with 2-segmented protopod comprising coxa and basis. Interpodal plates of all legs with two rows of spinules ventrally. The armature of legs (spines, Roman numerals; setae, Arabic numerals) as follows:



Table 3: *Tiddergasilus iheringi* armature of legs (setae, Arabic numerals; spines, Roman numerals).

	Coxa	Basis	Exopod	Endopod
Leg 1	0-0	0-1	I-0; 0-1; II-4	0-1; II-5
Leg 2	0-0	0-1	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-2; I-4
Leg 3	0-0	0-1	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-1; I-4
Leg 4	0-0	0-1	0-0; I-4	0-1; 0-4

**Leg 1.** Coxa with smooth margins, lacking spinules; basis with spinules and outer seta. Exopod 2-segmented; first segment non-pilose, with spinules distally on outer margin, and a spinulate distal spine; second segment lacking spinules and distal spine, with single seta; third segment lacking spinules, lacking pectinated seta, with four pilose setae and one spinulated seta, plus two distal spinulated spines. Endopod 2-segmented; first segment with spinules distally on outer margin, pilose, with single seta; second segment with spinules on outer margin, with five setae, plus 2 spinulated spines, one long, one short. **Leg 2.** Coxa lacking spinules; basis lacking spinules, with outer seta. Exopod 2-segmented; first segment non-pilose, with spinules on outer margin and non-spinulated distal spine, lacking seta; second segment non-pilose, lacking spinules, with single seta, distal spine absent; third segment with spinules distally on outer margin, with six setae, plus non-spinulated distal spine. Endopod 2-segmented; first segment non-pilose, with spinules on outer margin and with single seta; second segment non-pilose, with spinules on outer margin, with single seta, distal spine absent; third segment with 4 setae and spinules immediately anterior to setae, plus non-spinulated distal spine. **Leg 3.** Coxa lacking spinules; basis lacking spinules, with outer seta. Exopod 2-segmented; first segment non-pilose, with spinules on outer margin and non-spinulated distal spine, lacking seta; second segment non-pilose, lacking spinules, with single seta, distal spine absent; third segment with spinules distally on outer margin, with six setae, plus non-spinulated distal spine. Endopod 2-segmented; first segment non-pilose, with spinules on outer margin and with single seta; second segment non-pilose, with spinules on outer margin, with single seta, distal spine absent; third segment with 4 setae and spinules immediately anterior to setae, plus non-spinulated distal spine. **Leg 4.** Coxa lacking spinules; basis with outer seta, lacking spinules. Exopod 2-segmented; first segment non-pilose, lacking spinules and seta, distal spine absent; second segment with spinules on outer margin, with 4 setae, plus non-spinulated distal spine. Endopod 2-segmented; first segment non-pilose, with spinules on outer margin, with single seta; second segment with spinules distally on outer margin, with 4 setae, distal spine absent. **Leg V** reduced to single seta.

Urosome consisting of fifth somite, genital double-somite, and three free abdominal somites. Genital double-somite barrel-shaped nsetaing posteriorly, ventral surface lacking spinules. Abdominal somites with a row of spinules on posteroventral margins; third abdominal somite bipartite. Caudal rami as long as wide, each armed with one long, one medium and two smaller (lateral and ventral) setae, rows of spinules present ventrally, immediately anterior to smaller setae. Egg sac many times longer than wide, composed of 2–3 rows of eggs.

## PHYLOGENY

An initial hypothesis of the evolutionary relationships of Ergasilidae genera was constructed manually using Hennigian Argumentation (Hennig 1966, Wiley 1981). The topology of the resulting cladogram was tested with PAUP\* to confirm that it was one of the most-parsimonious trees. This hypothesis is presented in Figure 11 (tree length 28; C.I. = 0.68 and R.I. = 0.76) – it is one of 15 equally parsimonious trees obtained with PAUP\*. Bremer Support is presented in gray numbers on each respective node. Three main clades were observed within the Neotropical Ergasilidae. One is comprised of the three outgroup genera: *Acusicola* Cressey, 1970, *Miracetyma* Malta, 1993 and *Amplexibranchius* Thatcher & Paredes, 1985. Another clade is composed of *Gamidactylus* Thatcher & Boeger, 1984, *Gamispatulus* Thatcher & Boeger, 1984, *Pseudovaigamus* Amado, Ho & Rocha, 1995, *Vaigamus* Thatcher & Robertson, 1984 and *Gamispinus* Thatcher & Boeger, 1984, which represents members of the clade formerly referred to as the Vaigamidae. Although this clade corroborates the results of past morphological analyses (Amado et al. 1995, Tang and Kalman 2008), the relationships between the included genera differ. The same is true for *Acusicola*, *Amplexibranchius* and *Miracetyma*. As in the previous phylogenies (Amado et al. 1995, Tang and Kalman 2008), those genera are sister taxa, but their relative phylogenetic relationships differ in the present analysis, with the sister-group *Amplexibranchius* and *Miracetyma* supported the following synapomorphies: second endopod segment of leg 1 modified (Character 9), endopod of leg 1 lacking spines, and endopod of leg 2 lacking spines (Characters 10 and 12). Accordingly, this is the most robust clade in the phylogeny, presenting the highest Bremer support. *Tiddergasilus* gen. nov. is a putative sister taxon of Neotropical species of *Ergasilus*. The two genera share antennule with 6-segments (Character 3). The hypothetical ancestor of this group of *Ergasilus* and *Tiddergasilus* gen. nov. forms a polytomy with *Gauchergasilus* Montu & Boxshall, 2002 and *Prehendorastrus* Boeger & Thatcher, 1990. Removal of the highly homoplastic character 3 from the analysis results in a polytomy with the clade of genera of the former Vaigamidae, *Ergasilus*, and the clade *Rhinergasilus*+*Brasergasilus*+*Pindapixara* (Fig. 12, treelength 24; C.I. = 0.70 and R.I. = 0.76).

Five homoplasious character states were observed: (1) antennule 6-segmented in *Ergasilus* + *Tiddergasilus*, *Vaigamus*, and *Brasergasilus* +

*Pindapixara* (Character 3); (2) second segment of antenna reduced in *Brasergasilus* + *Pindapixara* + *Rhinergasilus* and *Tiddergasilus* (Character 5); (3) spines on second endopod absent in *Amplexibranchius* + *Miracetyma* and *Rhinergasilus* (Character 10); (4) leg 4 absent in *Rhinergasilus* and *Brasergasilus* (Character 13). (5) leg 4 endopod 2-segmented in *Brasergasilus* + *Pindapixara* + *Rhinergasilus* + *Gamidactylus* + *Gamispatulus* + *Vaigamus* + *Gamispinus* and *Tiddergasilus* (Character 15). The analysis also shows four reversals: loss of rostral spine in *Gamidactylus* (Character 1); spines on exopod 2 absent in *Pindapixara* (Character 11); leg 4 with exopod 2-segmented and endopod 3-segmented in *Pseudovaigamus* (Characters 14 and 15).

## DISCUSSION

The present redescription, based on the study of type specimens, revealed some features not reported in the original description made by Tidd (1942). These are: (1) number of setae on antennule (16 reported by Tidd, 23 reported here); (2) the presence of a submedian sensillum on the first endopodal segment of the antenna; (2) abdominal somites ornamented with spinules on their posteroventral margins; (4) caudal rami with four setae; (5) basis of all legs armed with outer seta; (6) leg 1 with pectinate seta on distal exopod segment; (7) leg 4 with exopod 2-segmented; distal spine on two exopod; and (8) interpodal plates between legs ornamented with two rows of spinules ventrally. Based on the phylogenetic analysis, a combination of five features can be considered diagnostic of *Tiddergasilus*: (1) leg 1 endopod 2-segmented; (2) spines on exopod of leg 2 present; (3) antennule 6-segmented; (4) antenna small and robust, with a short second segment (approximately 3 times shorter than the first segment), claw with a unique morphology (short, recurved with a sub-proximal indentation in the inner margin); and (5) endopod of leg 4 2-segmented. Although a putative sister group of the Neotropical species of *Ergasilus*, the single species of *Tiddergasilus* gen. nov., *T. iheringi*, possesses morphological features that can easily distinguish it as a new genus. *Tiddergasilus iheringi* can be distinguished from *Ergasilus* spp. by the morphology of antennae and the welldefined rostrum. *Tiddergasilus* gen. nov., like species of many other genera of Ergasilidae, presents exopod of leg 4 2-segmented; and antenna small and robust, with the short second segment, similar to species of *Majalincola* Tang & Kalman, 2008, *Paeonodes* Wilson, 1944, *Teredophilus* Rancurel, 1954, *Therodamas* Kroyer, 1862 and *Urogasilus* Rosim, Boxshall & Ceccarelli, 2012. A more detailed redescription of certain features (e.g. number of setae on antennule) was hampered by the conditions of the preserved specimens. Some structures such as setae can be lost with time. For instance, the antennule may presents more setae than those reported herein, and the maxillule could not be observed.

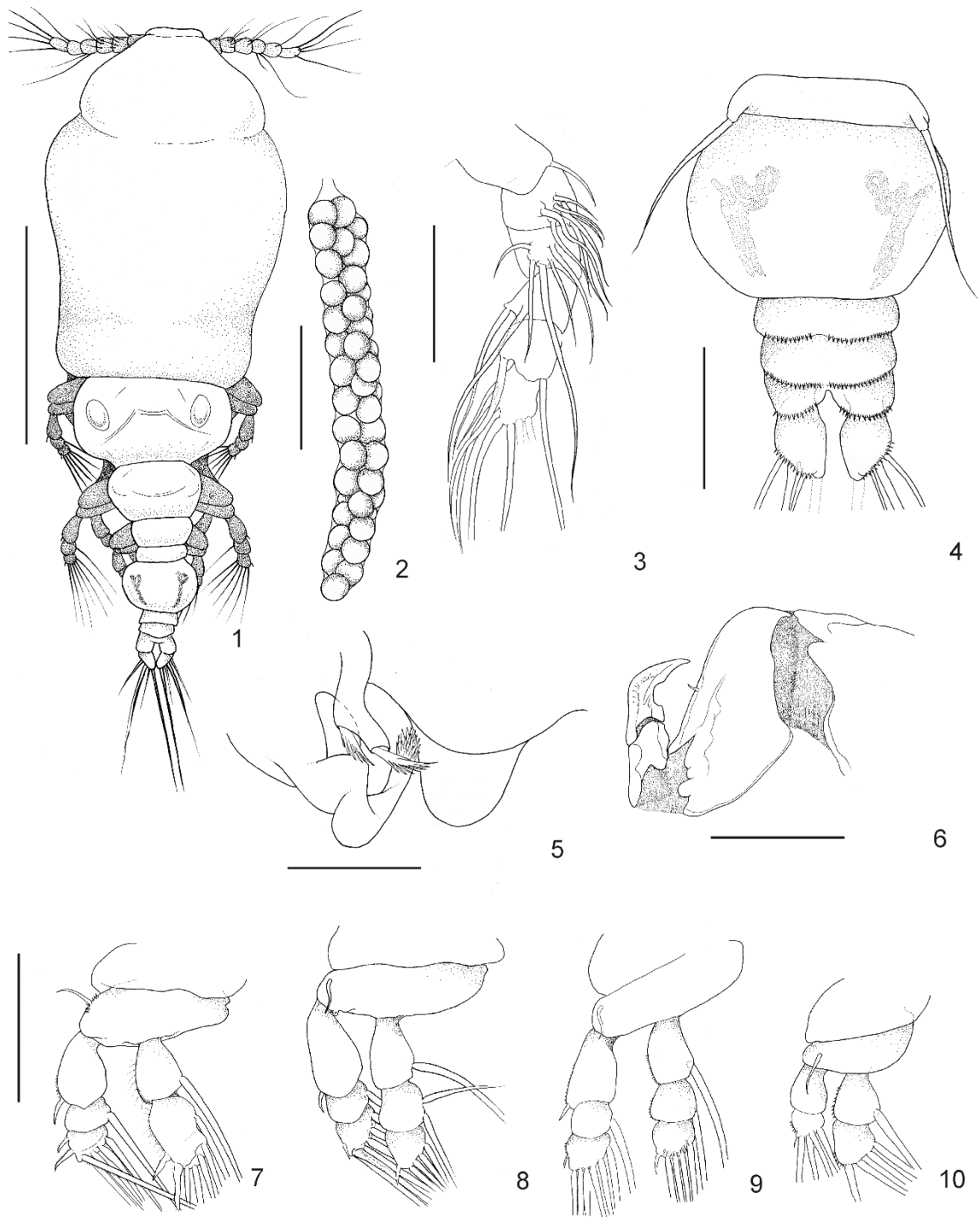


Figure 1-10: *Tiddergasilus iheringi* adult female. (1) dorsal view; (2) egg sac; (3) antennule; (4) abdomen, caudal ramus; (5) mouth parts; (6) antenna; (7) leg 1; (8) leg 2; (9) leg 3; (10) leg 4. Figs 1 and 2 are in the same scale (vertical 250 µm); Figs 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, and 10 are in the same scale (50 µm).

Figure 11

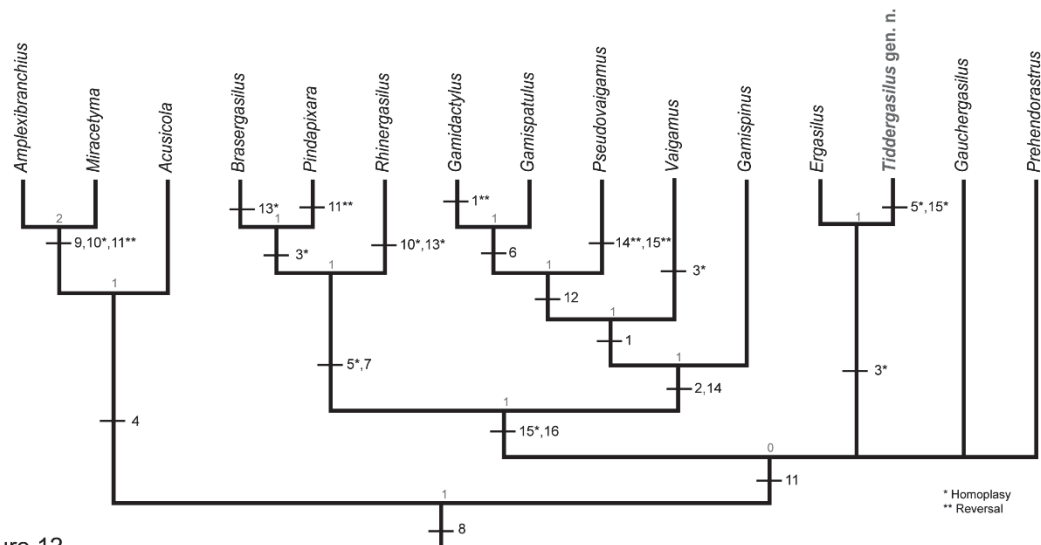


Figure 12

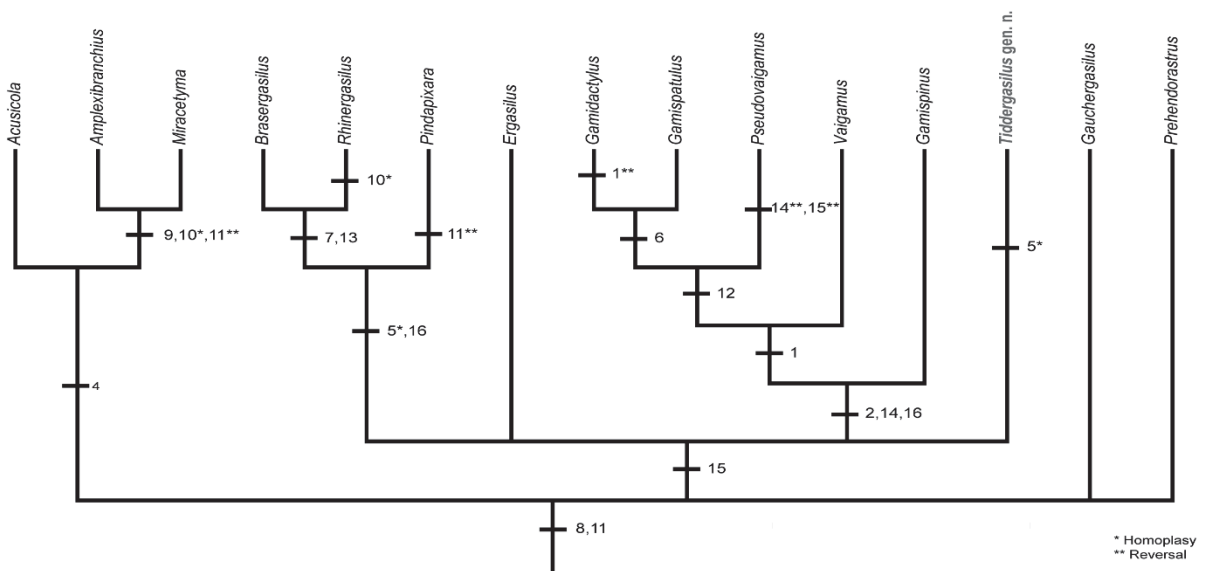


Figure 11-12. (11) Morphological phylogeny of 15 genera of Ergasilidae showing Bremer support values and character changes supporting each node. Bremer support values are indicated in gray numerals; characters that indicate a homoplasy or reversal events are indicated. (12) Morphological phylogeny of 15 genera of Ergasilidae without the Character 3, showing Bremer support values and character changes supporting each node. Bremer support values are indicated in gray numerals; characters that indicate a homoplasy or reversal events are indicated.

## LITERATURE CITED

AMADO MA, HO J, ROCHA CEF (1995) Phylogeny and biogeography of the Ergasilidae (Copepoda, Poecilostomatoida), with a reconsideration of the taxonomic status of the Vaigamidae. Contributions to Zoology 65:222-242.

BOXSHALL GA, DEFAYE D (2008) Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595(1):195-207.

BREMER K (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics* 10:295-304

HENNIG W. (1966) *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, IL.

HUMASON GL (1979) *Animal tissue techniques*. W. H. Freeman and Company, San Francisco.

LACERDA ANF, TAKEMOTO RM, LIZAMA MAP, PAVANELLI GC (2007) Parasitic copepods in the nasal fossae of five fish species (Characiformes) from the upper Paraná river floodplain, Paraná, Brazil. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 29(4):429-425.

SWOFFORD DL (2002) PAUP\*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony* (\*and other methods). Version 4. Sinauer, Sunderland, Mass.

TANG D, KALMAN JE (2008) A new genus and species of mesoparasitic ergasilid (Copepoda: Cyclopoida) from brackish water pufferfishes collected in northern Australian waters. *Systematic Parasitology* 69:89–99

THATCHER VE (1984) The parasitic crustaceans of fishes from the Brazilian Amazon, 7, *Acusicola tucunarensis*, n. sp. (Copepoda: Cyclopidea) from *Cichla ocellaris*, with an emendation of the genus and the proposal of Acusicolinae subfam. nov.<sup>1</sup> *Revista Brasileira de Biologia* 44(2):181-189

TIDD WM (1942) A new species of *Ergasilus* (parasitic Copepoda) from a characinid fish of Brazil. *Transactions of the American Microscopical Society* 61(1):62-65

WALTER TC, BOXSHALL G. (2017) World of Copepods database. *Ergasilus* von Nordmann, 1822. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=128641>. Accessed 25 May 2017.

WILEY EO. (1981) *Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley, New York.



# A new species of *Dermoergasilus* (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae), from the Democratic Republic of the Congo.<sup>3</sup>

## ABSTRACT

A new species of *Dermoergasilus* parasite of the gill of *Tylochromis* sp. collected in the Democratic Republic of the Congo is proposed. The new species has a cuticular membrane enveloped in the antenna; leg 1 exopod and endopod with 3 segments; leg 4 with exopod with 2 segments and endopod with 3 segments. *Dermoergasilus* n. sp. has unique characteristics such as the presence of a spine in the second segment of the exopod of leg 1; and curvature in the second endopodal segment of the antenna, which forms an angle of approximately 90 degrees, a unique feature never reported in the family.

KEYWORDS: Copepoda Ergasilidae, parasites

## INTRODUÇÃO

*Dermoergasilus* is one of 28 valid genera of Ergasilidae family Burmeister, 1835, it was proposed by Ho & Do, 1982, to allocate *D. amplexans* (Dogiel & Akhmerov, 1952), *D. coleus* (Cressey, 1970), and *D. semicoleus* (Cressey, 1970) (El-Rashidy & Boxshall, 2001). The genus is found exclusively in the Orient, having been reported in Iraq, India, Russia, Australia, Japan, among other regions. Only *D. mugilis* Oldewage & van As, 1988 and *D. amplexans* (Dogiel & Akhmerov, 1952) were reported in hosts in South Africa.

El-Rashidy & Boxshall (2001) considered the position of *Dermoergasilus* to be uncertain, given the probable paraphyly of *Ergasilus*. However, no changes were proposed. In addition, the authors suggest that a complete generic revision of Ergasilidae may clarify questions regarding the validation of *Dermoergasilus*. In the same work the authors proposed three new species, since no other species of *Dermoergasilus* has been proposed until the present moment.

In this study, a new species of *Dermoergasilus* is proposed and described based on specimens collected from the gills of *Tylochromis* sp. (Steindachner, 1894) (Cichlidae), a freshwater fish from the Luapula River, Republic of the Congo.

## MATERIALS AND METHODS

The specimens were preserved in 70% alcohol and mounted on a slide in Hoyer's medium (Humason, 1979) on semi-permanent lamina. The illustrations were prepared with a lucida camera attached to the BX51 microscope with DIC illumination. All measurements are expressed in micrometers.

---

<sup>3</sup> Artigo formatado de acordo com a Revista Zoologia



## Taxonomy

Order Cyclopoida Burmeister, 1834

Ergasilidae Burmeister, 1835

*Dermoergasilus* sp. n.

(Fig. 1)

## Taxonomy Summary

Type host: *Tylochromis* sp. (Steindachner, 1894)

Site on host. Gill filaments.

Type locality: Luapula River, Democratic Republic of the Congo

Male: unknown

Type specimens. Holotype:

Etymology:

Description:

Body comprising prosome and urosome; prosome consisting of not inflated cephalosome; rostrum broad and well defined. Cephalosome well defined, partly fused with first pedigerous somite. Cephalothorax length less than twice the width, shorter than half body length.

Antennule 6-segmented, tapering distally, aesthetascs absent or not observed. Antenna with coxobasis, 3-segmented endopod and terminal claw, antenna covered by cuticular membrane. Coxobasis short, lacking seta; first endopodal segment nearly 3 times longer than coxobasis; second segment curved, about 90 degrees, lacking sensillum; third endopodal segment lacking seta. Claw evenly curved lacking small pit (fossa) on concave margin.

Mouthparts comprising mandible, maxillule and maxilla; maxilliped absent. Mandible with anterior, middle and posterior blades; middle blade toothed along posterior edge. Maxillule bearing 2 setal elements. Maxilla lacking spinulate setae; basis partially toothed on convex margin.

Swimming legs 1–4 biramous each with 2-segmented protopod comprising coxa and basis; interpodal plates of all legs lacking spinules.

Table 1: *Dermoergasilus* sp. armature of legs (setae, Arabic numerals; spines, Roman numerals).

	Coxa	Base	Exopodito	Endopodito
Leg 1	0-0	0-1	I-0; I-1; II-5	0-1; 0-1; II-4
Leg 2	0-0	0-1	I-0; 0-1; 0-6	0-1; 0-2; I-4
Leg 3	0-0	0-1	I-0; 0-1; 0-6	0-1; 0-2; I-4
Leg 4	0-0	0-1	0-0; 0-5	0-1; 0-2; I-4

**Leg 1.** Coxa with smooth margins, lacking spinules; basis with smooth margins, lacking spinules, with outer seta. Exopod 3-segmented; first segment non-pilose, with distal outer spine; second segment lacking spinules, with single seta plus distal spine; third segment lacking spinules, lacking pectinated seta, with five pilose setae, plus two distal non-spinulated spines. Endopod 3-segmented; first segment lacking spinules, with single seta; second segment lacking spinules, with one seta; third segment lacking spinules, with four setae, two distal spines present.

**Legs 2 and 3 similar.** Coxa lacking spinules; basis lacking spinules, with outer seta. Exopod 3-segmented; first segment non-pilose, lacking spinules, and non-spinulated distal spine present, lacking seta; second segment non-pilose, lacking spinules, with single seta; third segment lacking spinules, with six setae, distal spine absent. Endopod 3-segmented; first segment non-pilose, lacking spinules, with single seta; second segment non-pilose, lacking spinules, with 2 setae; third segment lacking spinules, with 4 setae, plus non-spinulated distal spine.

**Leg 4.** Coxa lacking spinules; basis with outer seta, lacking spinules. Exopod 2-segmented; first segment non-pilose, lacking spinules and seta; second segment lacking spinules, with 5 setae, distal spine absent. Endopod 3-segmented; first segment non-pilose, lacking spinules, with single seta; second segment lacking spinules, with 2 setae; third segment non-pilose, lacking spinules, presenting 4 setae, plus distal spine.

**Leg 5** reduced to papila with three setae.

Urosome consisting of fifth somite, genital double somite, and three free abdominal somites. Genital double somite barrel-shaped nsetaing posteriorly, ventral surface lacking spinules. Abdominal somites lacking spines; third abdominal somite bipartite. Caudal rami as long as wide, each armed with one long and two median setae, spinules absent. Egg sac not observed.

## REMARKS

As the remaining representatives of the genus, *Dermoergasilus* n. sp. has a cuticular membrane that envelops the antenna, where the opposing claw fits; curvature of the second endopodal segment of the antenna, forming an angle of approximately 90 degrees; leg 1 with exopod and endopod 3 segmented; leg 4 with exopod 2 segmented and endopod 3 segmented; and leg 5 represented by 1 segment that bears a median seta and two terminal setae; urosome with a digitiform process, in this case very long. Specially, the new species presents a angular antenna, unique in the genus.

Differently from *D. occidentalis* Hassan, Jones & Lymbery, 2009, *D. mugilis* Oldewage & van As, 1988, *D. longiabdominalis* El-Rashidy & Boxshall, 2001, *D. semiamplectens* El-Rashidy & Boxshall, 2001, *D. coleus* (Cressey & Collette, 1970), *D. acanthopagri* Byrnes, 1986, *D. amplectens* (Dogiel & Akhmerov, 1952) and *D. varicoleus* Ho, Jayarajan & Radhakrishnan, 1992, *Dermoergasilus* n. sp. has a reduced genital and abdominal segments, similar to most species of *Ergasilus*. It differs from *D. curtus* El-Rashidy & Boxshall, 2001, *D. intermedius* (Kabata, 1992) and *D. semicoleus* (Cressey & Collette, 1970) by the morphology of spines present in the exopod of leg 1, larger and in larger number in the new species.

## LITERATURE CITED

HUMASON GL (1979). Animal tissue techniques. W. H. Freeman and Company, San Francisco

HO JS, DO TT (1982). Two species of Ergasilidae (Copepoda: Poecilostomatoida) parasitic on the gills of *Mugil cephalus* Linnaeus (Pisces, Teleostei), with proposition of a new genus *Dermoergasilus*. *Hydrobiologia* 89: 247-252

EL-RASHIDY HH, BOXSHALL GA (2001). Biogeography and phylogeny of *Dermoergasilus* Ho & Do, 1982 (Copepoda: Ergasilidae), with descriptions of three new species. *Systematic Parasitology* 49(2): 89-112

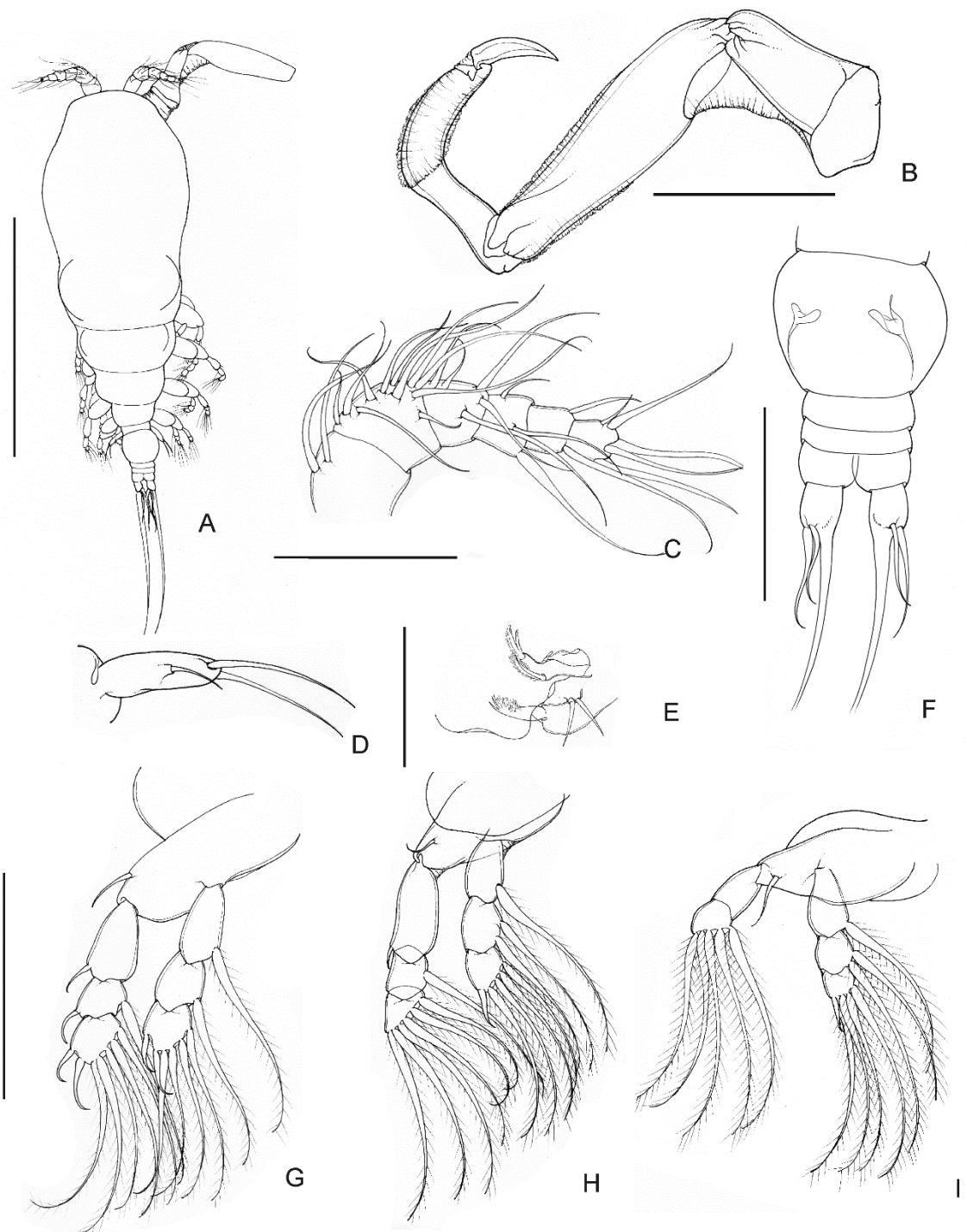


Figure 1 - *Dermoergasilus* sp. (a) dorsal view; (b) antenna; (c) antennule; (d) leg 5; (e) mouth parts; (f) urosome; (g) leg 1; (h) legs 2-3; (i) leg 4.. Scale: (A) vertical 300 µm; (B) 100 µm; (C) 50 µm; (D, E) vertical µm; (F) vertical 100 µm; (G) 100 µm.

**Gen. n. 1 (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae) from the gills of  
*Pseudoplatystoma* spp., with a molecular and morphological phylogenetic  
analysis<sup>4</sup>**

**ABSTRACT**

Gen. n. 1. is proposed for a new species of Ergasilidae collected from the gills of *Pseudoplatystoma reticulatum* (Siluriformes: Pimelodidae), from the Pantanal region, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. Gen. n. sp. n. 1 is morphologically similar to species of *Ergasilus* but can be easily distinguished from them by lacking leg 4 and presenting caudal rami unusually long. The absence of leg 4 is a feature shared with species of *Brasergasilus*. However, species of the new genus have an antenna 3-segmented and claw, while species of *Brasergasilus* present 2-segmented antenna with an elongate claw. Illustrations and a limited description of a single specimen of an additional species of *Siluregasilus*, collected from the gills of *Ageneiosus* sp. from Peru, are presented. The phylogenetic analysis using a fragment 18S rDNA did not resolve the phylogenetic position of Gen. n. sp. n. 1. Nevertheless, the combined analysis (molecular and morphological data) shows Gen. n. sp. n. 1. as sister taxon of *Brasergasilus*, with the absence of leg 4 as the synapomorphic character supporting this relationship.

**KEYWORDS:** Copepoda Ergasilidae, parasites, Neotropic

**INTRODUCTION**

Ergasilidae von Nordmann, 1832 - one of the largest families of Copepoda (Ho et al. 1992, Abdelhalim et al. 1993) – is currently composed of 27 valid genera, of which, 24 utilize fishes as hosts (Rosim et al, 2013; Boxshall & Halsey, 2004). Most ergasilids are known only from their parasitic females (Montú & Boxshall, 2002).

Popularly known as “cachara”, “pintado”, and “surubim”, species of *Pseudoplatystoma* (Bleeker 1862) (Siluriformes: Pimelodidae) have a wide distribution in South America (Campos et al., 2008). Most of the species within this genus have significant commercial importance in Brazil (Brito & Bazzoli, 2003). *Pseudoplatystoma* spp. are easily recognized by their characteristic patterns of coloration, with black stripes and/or spots on a clear background (Buitrago–Suárez & Burr, 2007). The genus is presently composed of eight species: *P. fasciatum* (Linnaeus, 1766), *P. tigrinum* (Valenciennes, 1840), *P. corruscans* (Spix & Agassiz, 1829), *P. punctifer* (Castelnau), *P. reticulatum* Eigenmann & Eigenmann, 1889, *P. orinocoense* Buitrago-Suarez & Burr, 2007, *P. metaense* Buitrago-Suarez & Burr, 2007, and *P. magdaleniatum* Buitrago-Suarez & Burr, 2007. *Ageneiosus* Lacépède, 1803 is a monophyletic genus of medium to large-sized auchenipterid catfish species (Ribeiro, 2011), exhibit

---

<sup>4</sup> Artigo formatado de acordo com a Revista Parasitology Research



osteological and sexually dimorphic features. It also the second most species-rich genus of the family. Representatives are exclusive and widely distributed throughout lowland waters of the Neotropical region ranging from Panama, Central America to Argentina, and South America (Walsh, 1990; Ferraris, 2007).

Only a few species of Ergasilidae have been reported from species of *Pseudoplatystoma*. Lopes et al. (2008) reported one undescribed species of *Ergasilus* von Nordmann, 1832, one species of each *Vaigamus* Thatcher & Robertson, 1983 and *Gamidactylus* Thatcher & Boeger, 1984 from *P. tigrinum* and *P. punctifer* from the Central Amazon. Just one species *Gamispinus diabolicus* Thatcher & Boeger, 1984, was reported in nasal fossae from *Ageneiosus*, until the moment, none Ergasilidae was reported in gills.

The current paper proposes a new genus of Ergasilidae, based on two species, one proposed herein and collected from the gills of *Pseudoplatystoma reticulatum* and *P. corruscans* from Brazil, and another parasitizing the gills of *Ageneiosus* sp. (Auchenipteridae) from the Peruvian Amazon. Although clearly a member of a second species of this ergasilid genus, the species was not formally described until more specimens are made available.

## MATERIALS AND METHODS

Specimens of *Pseudoplatystoma reticulatum* (n=2) were captured by hook and line, in the Miranda River, municipality of Corumbá, State of Mato Grosso do Sul, in July 15, 2013. A single specimen of *Pseudoplatystoma corruscans* was obtained from a commercial fishing pond in the municipality of São José do Rio Preto, State of São Paulo. Additionally, one specimen of *Ageneiosus* sp. La Cépède, 1803 was collected in Santa Clara District of Ate, Province of Lima, Peru. The gills were removed and fixed in 70% ethanol. All copepods were removed from the gill filaments with the aid of probes and subsequently conserved in molecular-grade absolute ethanol. Some specimens were cleared in lactic acid and mounted in Hoyer's mounting medium (prepared according to Humason, 1979) for morphological analyses.

Drawings were prepared with an Olympus BX51 microscope with DIC illumination and camera lucida. All measurements are expressed in micrometers (µm). Type and voucher specimens were deposited in the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP).

Sequences of 18s rDNA fragments (approximately 1270-1340 pb) were obtained using primer pairs 18SF and 18SR (Song et al., 2008) and other primers have been designed in the present paper (Table I).

Table I: Markers with their sequences and annealing temperatures (T) used in the amplification of DNA from parasites to 18s gene.

Primer	Sequence 5'- 3'	T (°C)	Reference
18S7	GCCCTATCAACTTACGATGGTA	58	Littlewood & Bray, 2001
573R	CCTTCGTCTGAATACTAATGCCCC	69	this study
600F/18s-8	GCAGCCGCGGTAAGTCCAGC	69	Littlewood & Bray, 2001
PaceB/1270R	CCGTCAATTCTTTAAGTTT	54	Littlewood & Bray, 2001
618F	TTAGAGGTTCTGAAGGCGATCAGATACCG	70	this study
18s4/1400R	AGCGACGGGCGGTGTGTAC	65	Littlewood & Bray, 2001
18s2/1200F	TCTAAGGGCATCACAGACCTGTTAT	57,4	Littlewood & Bray, 2001
wormB	CTTGTTACGACTTTTACTTCC	55,5	Littlewood & Bray, 2001

PCR reactions were carried out in a 25µl volume reaction, with 10-30ng extract DNA, 1,5µl MgCl<sub>2</sub> (50mM), 0,4µl dNTP(25mM), 2,5µl PCR-Buffer (10x), 0,3µl each primer (50pmoles/µl), 1U Platinum Taq DNA-polymerase (Invitrogen) and ultrapure water. The PCR program consisted of an initial denaturing step at 95°C for 5 min, 40 amplification cycles (94°C for 30 s, annealing temperatures for 45 s, 72°C for 1 min), and a final step at 72°C for 5min.

The DNA sequences of parasites were edited with the Geneious v.4.5 program (<http://www.geneious.com/>, Drummond et al. 2011).

A total of 10 species of Ergasilidae were amplified and sequenced (Table II). Additionally, sequences of *Sinergasilus*, *Ergasilus*, and *Paraergasilus* available in GenBank were used to complement the phylogenetic analysis (Table II). *Anthessius sp* and *Bomolochus bellones* Burmeister, 1833, two lineages putatively close of Ergasilidae (Huys and Boxshall, 2004) were used as outgroups. Available sequences were aligned with MAFFT (Kato et al., 2002), available on the GUIDANCE server (<http://guidance.tau.ac.il/>; Penn et al., 2010), which was also used to guide the removal of parts of alignment that showed reliability below 90%.

A second data set was built based on morphological characters (Amado et al. 1995; Tang & Kalman, 2008). The characters were select according the genera used in the analysis, (table III). In this way, species of the same genus present the same character states.

The molecular matrix, composed by these 19 taxa, represent 7 genera of Ergasilidae, was concatenated with a second matrix, including the coded morphological characters (Table IV), to be analyzed.

Phylogenetic hypothesis was inferred using Bayesian inference (BI) in the program MrBayes v3.2.2 (Ronquist et al., 2011) in the platform Cipres (Miller et al., 2010) using 2 runs, 4 chains, 20 million generations, burnin of 2.000.000 and



with GTR as an initial model, for molecular data, and gamma for morphological data.

Table II: Homologous series and characters states used in the Bayesian Inference analysis of selected genera of Ergasilidae. Number in parentheses indicate the coding of character states

Specie	Host	Locality	GenBank No.	Reference
<i>Acusicola</i> sp.1	<i>Mugil</i> sp.	Ajuruteua Beach, Municipality of Bragança , State of Pará, Brazil		this study
<i>Acusicola</i> sp.2	<i>Atherinela brasiliensis</i>	Paranaguá Bay, State of Paraná, Brazil		this study
<i>Dermoergasilus</i> sp. 1	<i>Tylochromis</i> sp.	Luapula River, Republic of the Congo		this study
<i>Ergasilus bryconis</i>	<i>Brycon cephalus</i>	Teles Pires River, State of Mato Grosso, Brazil		this study
<i>Ergasilus hydrolicus</i>	<i>Hydrolicus scomberoides</i>	Teles Pires River, State of Mato Grosso, Brazil		this study
<i>Ergasilus</i> sp. 1	<i>Mugil</i> sp.	Ajuruteua Beach, Municipality of Bragança , State of Pará, Brazil		this study
<i>Ergasilus</i> sp. 2	<i>Perca</i> sp.	Argentina		this study
<i>Ergasilus turucuyus</i>	<i>Acestroryncus falcatus</i>	Flona do Jamari - RO		this study
Gen. n. sp.1	<i>Pseudoplatystoma reticulatum</i> ; <i>P. corruscans</i>	Paragui River, Corumbá Municipality, State of Mato Grosso do Sul, Brazil; Fish pound, São José do Rio Preto Municipality, State of São Paulo		this study
Gen. n. sp. 2	<i>Ageneiosus</i> sp.	Santa Clara District of Ate, Province of Lima, Peru.		this study
<i>Anthessius</i> sp.	<i>Tridacna squamosa</i>	Lifou (New Caledonia)	AY627002.1	Huys et al. 2006
<i>Bomolochus bellones</i>	-	-	KR048768.1	unpublished
<i>Ergasilus hypomesi</i>	<i>Synechogobius hasta</i>	Dangjiangkou, China	DQ107573.1	Song et al. 2008
<i>Ergasilus yaluzangbus</i>	<i>Gymnocypris stewartii</i>	Lasa River of Tibet, China	DQ107578.1	Song et al. 2008
<i>Paraergasilus brividigitus</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	Tangxun Lake, China	DQ107576.1	Song et al. 2008

<i>Paraergasilus medius</i>	<i>Ctenopharyngodon idellus</i> ; <i>Mylopharyngodon piceus</i>	Tangxun Lake, China	DQ107575.1	Song et al. 2008
<i>Sinergasilus major</i>	<i>Ctenopharyngodon idellus</i> ; <i>Elopichthys bambus</i> ; <i>Squaliobarbus curriculus</i>	Tangxun Lake; Dangjiangkou, China	DQ107560.1	Song et al. 2008
<i>Sinergasilus polycolpus</i>	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	Tangxun Lake, China	DQ107563.1	Song et al. 2008
<i>Sinergasilus undulatus</i>	<i>Cyprinus carpio</i> ; <i>Carassius auratus</i>	Tangxun Lake, China	DQ107562.1	Song et al. 2008

Table III: Homologous series and characters states used in the Bayesian Inference analysis of selected genera of Ergasilidae. Number in parentheses indicate the coding of character states.

No.	Characters
1	Cephalothorax inflated (0), or not inflated (1)
2	Antennule 7-segmented (0), 6-segmented (1), or 5-segmented (2)
3	Antennal segments naked (0), or enveloped with cuticular membrane (1)
4	Antenna tipped with 4 claws (0), 3 claws (1), or 1 claw (2)
5	Claw short (0), or elongated (1)
6	Leg 1 endopod 3-segmented (0), or 2-segmented (1)
7	Leg 4 biramous (0), represented by one seta (1), or absent (2)
8	Leg 4 exopod 3-segmented (0), 2-segmented (1), 1 segmented (2), or absent (3)
9	Leg 4 endopod 3-segmented (0), 2-segmented (1), 1 segmented (2), or absent (4)
10	Leg 5 well development (0), 1-segmented (1), 2-segmented, protopodal segment and small exopod (2), absent (3)

Table IV: Character matrix for morphological characters of 19 species of Ergasilidae used in the phylogenetic analysis. Character numbers refer to those presented in Table III.

Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Anthessius</i> sp.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bomolochus bellones</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Ergasilus hypomesi</i>	1	1	0	2	0	1	0	1	0	1
<i>Ergasilus yalazungbus</i>	1	1	0	2	0	1	0	1	0	1
<i>Sinergasilus major</i>	1	1	0	2	0	0	0	1	1	2
<i>Sinergasilus polycolpus</i>	1	1	0	2	0	0	0	1	1	2
<i>Sinergasilus undulatus</i>	1	1	0	2	0	0	0	1	1	2
<i>Paraergasilus brividigitus</i>	1	2	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Paraergasilus medius</i>	1	2	0	1	0	0	0	1	0	1
Gen. n. sp. 1	1	1	0	2	0	1	2	-	-	1
E564_ <i>Brasergasilus</i>	1	1	0	2	1	1	2	-	-	1
E575_ <i>Ergasilus</i> sp.1	1	1	0	2	0	1	0	1	0	1
E862_ <i>Ergasilus turucuyus</i>	1	1	0	2	0	1	0	1	0	1
E878_ <i>Ergasilus</i> sp.2	1	1	0	2	0	1	0	1	0	1
E874_ <i>Ergasilus bryconis</i>	1	1	0	2	0	1	0	1	0	1
E856_ <i>Ergasilus hydrolicus</i>	1	1	0	2	0	1	0	1	0	1
E542_ <i>Dermoergasilus</i> sp.	1	1	0	2	0	0	0	1	0	2
E854_ <i>Acusicola</i> sp.1	1	2	1	2	0	1	0	1	0	1
E553_ <i>Acusicola</i> sp.2	1	2	1	2	0	1	0	1	0	1

## PHYLOGENETIC ANALYSIS

The phylogenetic hypothesis constructed with sequence of 18S rDNA and BI is presented in Fig 3. The phylogenetic position of *S. heitormarquesi* is not resolved due to large number of branches with low posterior probability values.

The combined analysis with molecular and morphological data is presented in Fig 4, the character states are represented in each node. The phylogenetic hypothesis obtained reveals stronger relationships between the groups of species, but many still with low posterior probability values. Larger pp values (above 90%) were observed for clades composed by congeneric species.

This is evidenced in the monophyly of *Sinergasilus* (1), *Paraergasilus* (1) and *Acusicola* (1). However, most basal branches are weakly supported.

The phylogenetic analysis shows the polytomy of *Ergasilus*. This genus represents 60% of all accepted species of Ergasilidae (Walter & Boxshall, 2017), and its species display of great variation (El-Rashidy, 1999), like falciform seta in most of Neotropical species, in this way, it was expected *Ergasilus* was a polytomy group. It was reported by others studies (Song et al, 2008).

A relatively well supported clade (>0,78) is formed by most of Neotropical species, Gen. n., *Brasergasilus* sp., *Acusicola* sp.1, *Acusicola* sp.2, *Ergasilus* sp.2, *Ergasilus bryconis*, *Ergasilus turucuyus* and *Ergasilus hydrolicus*. The only Neotropical species out of this clade is *Ergasilus* sp.1, wich is parasite from *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758, a marine/brackish fish. Within the Neotropical clade, *E. bryconis*, *E. turucuyus*, *E. hydrolicus* appears monophyletic and with the node was well supported (>0,99). About the new genus, Gen. n. seems like sister taxa of *Brasergasilus* (0,72), wich is morphological consistent with absence of leg 4, an apomorphic character shared by this two.

Figure A

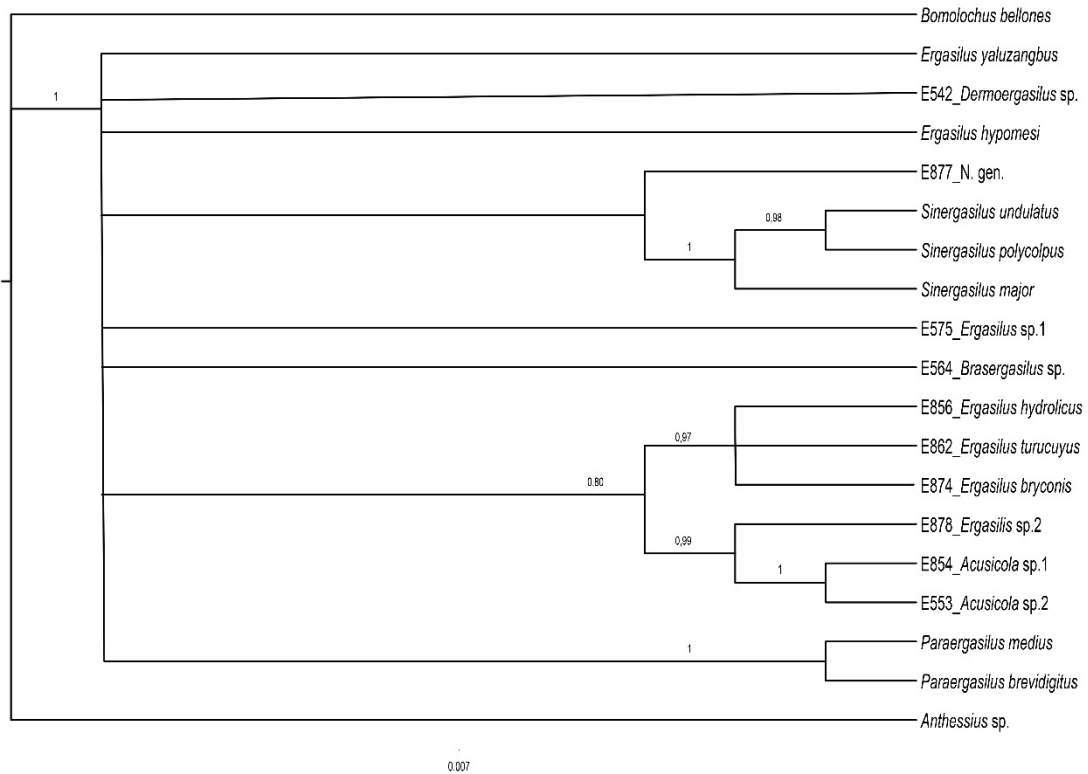


Figure B

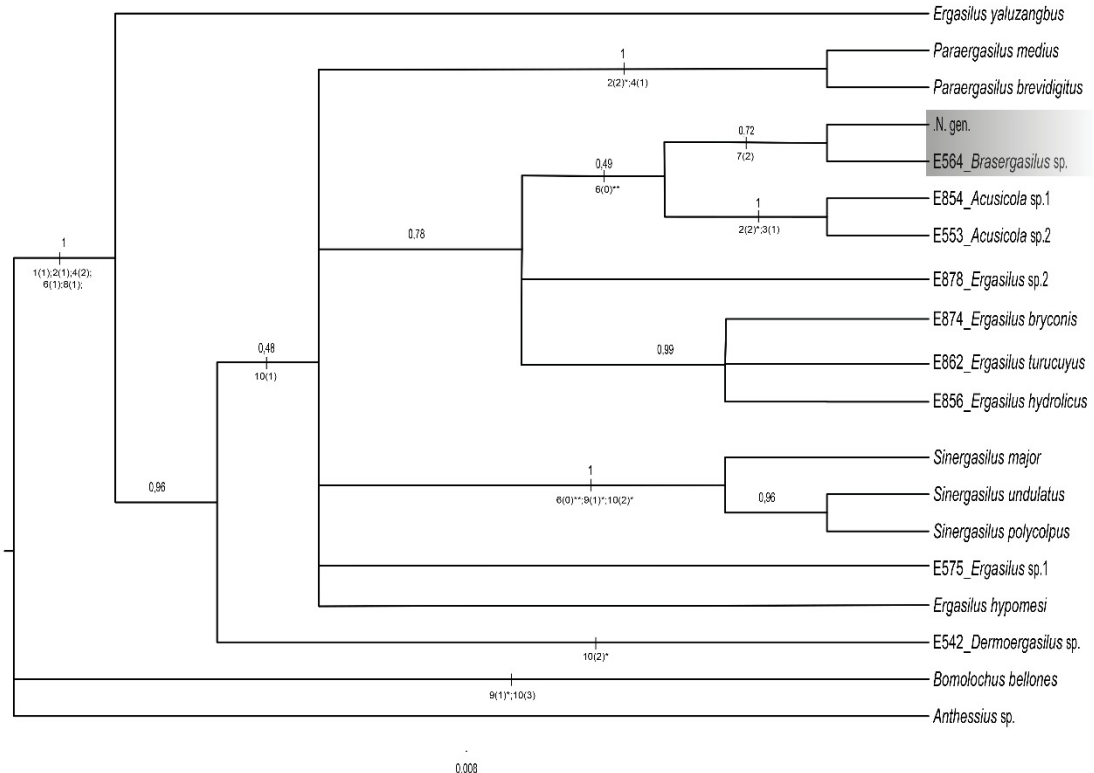


Figure 1: Phylogeny represented by concatenated data: morphology and molecular 18s rDNA of 17 species of Ergasilidae, plus two out groups. Character changes supporting each node, or characters that indicate a homoplasy or reversal events are indicated.

## **Ergasilidae Nordmann, 1832**

### **Gen. n. 1**

Diagnosis: Female: Cephalosome and first pedigerous somite not fused ; antenna prehensile with coxobasis, three endopodal segments plus terminal claw; antennule 6-segmented; three pairs of legs; leg 1 with exopod 3-segmented, with a pectinate and falciform seta on third segment, endopod 2-segmented; legs 2 and 3 differ in number of segments on endopod; leg 2 with exopod 3-segmented and endopod 2-segmented, leg 3 with both exopod and endopod 2-segmented; absence of distal spine on third endopodal segment of leg 3; leg 4 absent; leg 5 reduced to small ventral and dorsal papillae, each bearing one seta; caudal rami long, more than 3 times longer than wide.

Type species: Gen. n. sp. 1

Etymology:

### **Gen. n. sp. 1**

(Figs. 1 A-H)

Taxonomic summary

Type Host: *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766)

Other hosts: *Pseudoplatystoma corruscans* (Spix & Agassiz, 1829)

Site: Gill filaments.

Locality: Miranda River, Municipality of Corumbá, State of Mato Grosso do Sul, Brazil

Other localities: fish pond in São José do Rio Preto, São Paulo State, Brazil

Male: Unknown

Type specimens: paratypes (n=12), Paratypes conserved in alcohol (n=84)

Etymology: The specific epithet is in honor of Mr. Heitor Marques, collector of the fish specimens and father of the senior author.

DESCRIPTION (based on 103 females): Total length 1,234 µm.

Body comprising prosome, urosome; prosome consisting of non-inflated cephalosome lacking anterior projection, and 4 pedigerous somites, rostrum presenting 2 small sensilla. Cephalosome and first pedigerous somite not fused. Cephalothorax length less than twice the width, nearly half body length. Urosome consisting of fifth somite, genital double somite, and three free abdominal somites.

Antennule 6-segmented, tapering distally, aesthetascs present on the sixth segment. Setal formula: 1:9:4:4:2:5+2 ae.

Antenna with coxobasis, 3-segmented endopod, and terminal claw. Coxobasis short, with a small distal seta at inner distal corner, the membrane between

coxobasis and first endopodal segment not inflated. First endopodal segment nearly 3 times longer than coxobasis, lacking spinules on internal margin, submedian sensillum lacking cuticular elevation. Second segment curved, shorter than the first segment, with 1 conspicuous sensillum. Third endopodal segment lacking seta. Claw evenly curved lacking small pit (fossa) on concave margin.

Mouthparts comprising mandible, maxillule and maxilla; maxilliped absent. Mandible with anterior, middle, and posterior blades; middle blade toothed along the posterior edge. Maxillule bearing 2 setal elements. Maxilla lacking spinulated seta; basis completely toothed.

Swimming legs 1–3 biramous each with 2-segmented protopod comprising coxa and basis; interpodal plates of all legs lacking spinules.

Table V: Spines and setal formula of the legs of Gen. n. sp. 1

	Coxa	Basis	Exopod	Endopod
Leg 1	0-0	1-0	I-0; 0-1; II*-4	0-1; II-5
Leg 2	0-0	1-0	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-6
Leg 3	0-0	1-0	I-0; 0-1; I-6	0-1, 0-1; 0-5

\*falciform seta

**Leg 1.** Coxa with smooth margins, lacking spinules; basis with smooth margins, lacking spinules, with outer seta. Exopod 3-segmented; first exopodal segment with pilose inner margin and distal spine on outer margin, with spinules distally on outer margin; second exopodal segment with spinules on entire outer margin, with single seta; third exopodal segment with spinules on outer margin, with 1 pectinated and falciform seta, 4 pilose setae, two distal spines both ornated with serrated membrane. Endopod 2-segmented; a first endopodal segment with spinules on entire outer margin, non-pilose, with single seta; a second endopodal segment with spinules on entire outer margin, with a rosette-like array of blunt spinules, with 5 setae, plus 2 spines, one long, one short, both spinulated.

**Leg 2.** Coxa with smooth margins, lacking spinules; basis with smooth margins, lacking spinules, with outer seta. Exopod 3-segmented; first exopodal segment pilose on inner margin, with spinules on outer margin, non-spinulated distal spine, lacking seta; second exopodal segment with spinules on outer margin, with single seta, third exopodal segment with spinules on entire outer margin, with 6 setae, one of them pectinated, plus spinulated distal spine. Endopod 2-segmented; first endopodal segment pilose, with spinules on entire outer margin, with single seta; second endopodal segment non-pilose, with spinules on entire outer margin, with 6 setae, one of them pectinated, distal spine absent.

**Leg 3.** Coxa with smooth margins, lacking spinules; basis with smooth margins, lacking spinules, with outer seta. Exopod 3-segmented; first exopodal segment



non-pilose, with spinules distally on outer margin, lacking seta, with spinulated distal spine; a second exopodal segment with spinules on entire outer margin, with single seta; third segment with spinules distally on outer margin, with 6 setae, one of them pectinated, distal spine absent. Endopod 3-segmented; first endopodal segment non-pilose, with spinules on entire outer margin, with single seta; a second endopodal segment with spinules on entire outer margin, with single seta; a third endopodal segment with spinules on entire outer margin, with 5 setae.

**Leg 4** absent.

**Leg 5** reduced to small papillae located ventrally and dorsally each bearing one seta.

Genital double somite barrel-shaped nsetaing posteriorly, ventral surface ornamented with spinules along the posterior margin and postero-lateral corners. Abdominal somites with a row of spinules on posteroventral margins; third abdominal somite bipartite. Caudal rami 4 times longer than wide, each armed with one long, one medium and two smaller (lateral and ventral) setae, rows of spinules present ventrally, immediately anterior to smaller setae. Egg sac many times longer than wide, composed of 3–4 rows of eggs.

#### **Remarks:**

The morphology of the species of the new genus is very similar to that of *Ergasilus* spp. Gen. n. sp. 1 depicts a pectinated falciform seta, common to most species of Neotropical *Ergasilus*, on the first segment of endopod 1. The new species and several species of *Ergasilus* also present similar morphology of the antenna - with coxobasis, 3-segmented endopod, and terminal claw- six-segmented antennule. However, the new genus differs from all known species of *Ergasilus* by presenting (i) leg 4 absent (always present in *Ergasilus*); (ii) caudal rami more than 3 times longer than wide in Gen. n. (usually shorter in species of *Ergasilus*); (iii) legs 2 and 3 differing in the number of segments in endopod (two in leg 2, and three in leg 3) (legs 2 and 3 always similar in morphology in *Ergasilus*); and (iv) absence of one distal spine on third segment of endopod of leg 3, spine common in Neotropical species of *Ergasilus*.

By lacking leg 4, species of Gen. n. are also similar to species of *Brasergasilus* Thatcher & Boeger, 1983 and *Abergasilus* Hewitt, 1978. However, the antenna morphology of the *S. heitormarquesi* n. sp. is composed by 3-segments and a claw, clearly distinct from those of the other two genera. In species of *Brasergasilus*, the antenna is 2-segmented and has a long and thin claw. In *Abergasilus* sp., the antennae are 2-segmented with a chelate claw.

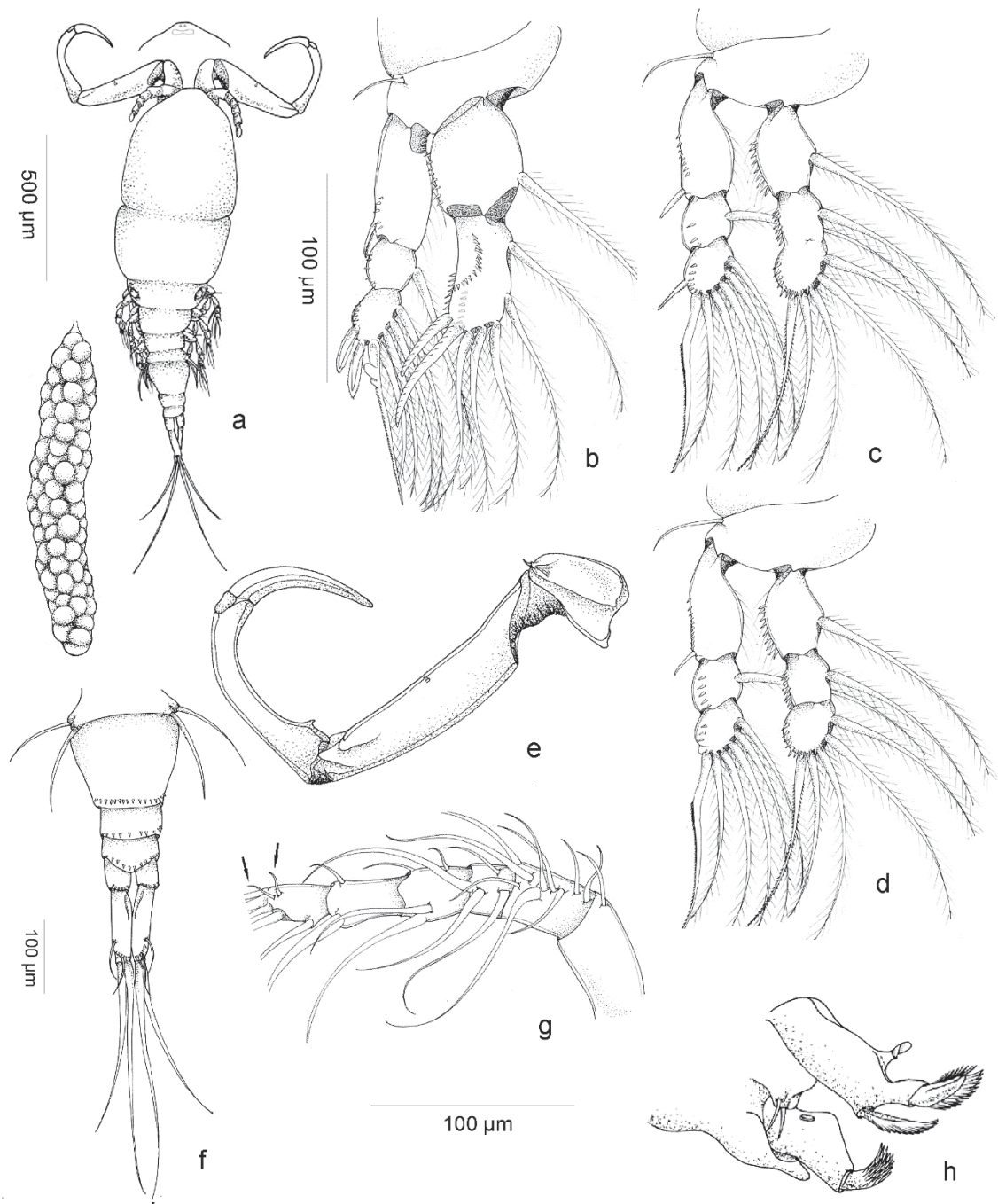


Figure 2 (a-h). Gen. n. sp. 1 adult female. (a) dorsal view with egg sac; (b) leg 1; (c) leg 2; (d) leg 3; (e) antenna; (f) abdomen, caudal ramus; (g) antennule; (h) mouth parts. Figs b, c and d are in the same scale (vertical 100 µm); Figs e, f are on the same scale (vertical 100 µm).

## Gen. n. sp. 2

(Figs. 1-9)

### Taxonomic summary

Type Host: *Ageneiosus* sp. La Cépède, 1803

Site: Gill filaments.

Locality: Santa Clara District of Ate, Province of Lima, Peru.

Male: Unknown

Type specimens:

DESCRIPTION (based on 1 female):

Body comprising prosome and urosome. Antennule 6-segmented, tapering distally, aesthetascs present on fifth and sixth segments. Antenna with coxobasis, 3-segmented endopod, and terminal claw. Coxobasis short, with a small distal seta at inner distal corner, the membrane between coxobasis and first endopodal segment not inflated. First endopodal segment nearly 3 times longer than coxobasis; sub median sensillum present lacking cuticular elevation, lacking spinules on internal margin. Second segment curved, shorter than the first segment, with 1 conspicuous sensillum. The third endopodal segment with single seta. Claw proximally recurved at about 90 degrees with small pit (fossa) distally on concave margin.

Swimming legs 1–3 biramous each with 2-segmented protopod comprising coxa and basis; interpodal plates of all legs lacking spinules.

Table VI: Spines and setal formula of the legs of Gen. n. sp. 2

	Coxa	Basis	Exopod	Endopod
Leg 1	0-0	0-0	I-0; 0-1; II*-4	0-1; II-5
Leg 2	0-0	0-0	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-1; I-4
Leg 3	0-0	0-0	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-1; I-4

\*falciform seta

**Leg 1.** Coxa with smooth margins, lacking spinules; basis lacking outer seta. Exopod 3-segmented; first exopodal segment non-pilose, with strong spinules distally on outer margin; a second exopodal segment with five strong spinules on outer margin and single seta; a third exopodal segment with two spinules on outer margin, with 1 pinnate (falciform) seta accompanied by four pilose setae, plus two distal non-spinulated spines. Endopod 2-segmented; a first endopodal segment with spinules on entire outer margin, non-pilose, lacking seta; a second endopodal segment with spinules on entire outer margin, with 1 seta, plus 2 non-spinulated spines.

**Leg 2.** Basis lacking spinules or outer seta. Exopod 3-segmented; first exopodal segment non-pilose, with spinules distally on outer margin and non-spinulated distal spine, lacking seta; a second exopodal segment with three spinules on outer margin, with single seta; third exopodal segment lacking spinules, with 6 setae, plus 1 small spine on the median region. Endopod 3-segmented; first endopodal segment non-pilose, with spinules distally on outer margin and with

single seta; second endopodal segment non-pilose, with spinules distally on outer margin, with single seta, distal spine absent; a third endopodal segment with spinules distally on outer margin, with 4 setae, plus non-spinulated distal spine.

**Leg 3.** Basis lacking spinules or outer seta. Exopod 3-segmented; first exopodal segment non-pilose, with spinules distally on outer margin, with non-spinulated distal spine and lacking seta; a second exopodal segment with spinules on entire outer margin, with single seta; a third exopodal segment with spinules on entire outer margin, with 6 setae plus non-spinulated distal spine. Endopod 3-segmented; first endopodal segment non-pilose, with spinules on entire outer margin and single seta; a second endopodal segment with spinules distally on outer margin and single seta; a third endopodal segment with spinules on entire outer margin, with 4 setae plus non-spinulated distal spine.

**Leg 4** absent.

**Leg 5** reduced to small papillae located ventrally and dorsally each bearing one seta.

**Remarks:** Gen. n. sp. 2 seems similar to Gen. n. sp. 1, however, it is necessary more specimens to determinate species. There was only one specimen available, in this way, it was not possible to describe and illustrate all the structures, such like mouth parts and cephalosome, even more, the reduced number of setae on caudal rami and antennule can be a result of storage conditions. Nevertheless, we can approximate Gen. n. sp. 2 of Gen. n. sp. 1 by the absence of leg 4, the length of caudal rami, the morphology of antenna, differentiation of legs 2 and 3 and size of spinules on legs. But, can be differentiated by spinules ornamentation on legs 1, the number of endopodal segments on leg 2, two in Gen. n. sp. 1.

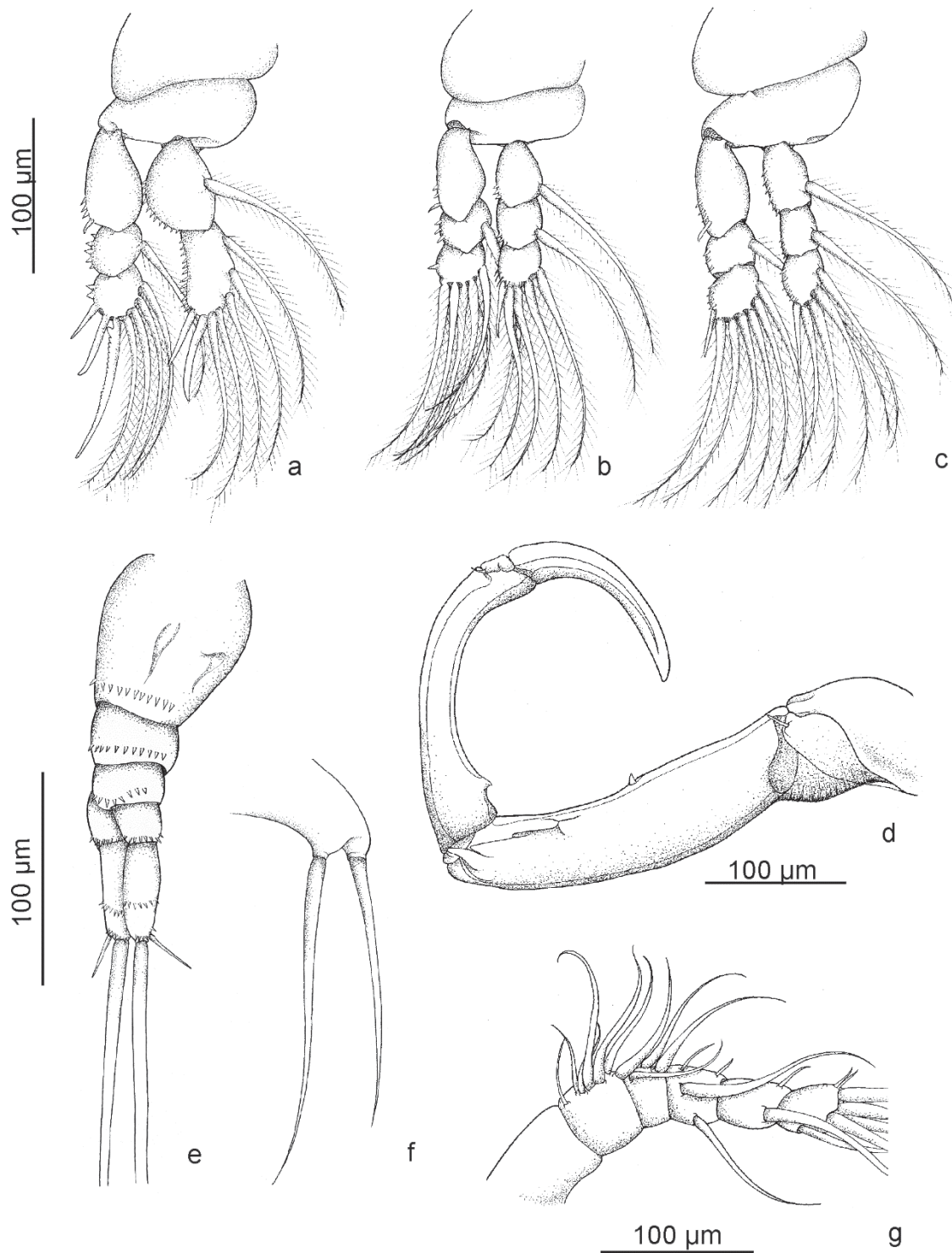


Figure 3 (a-g). Gen. n. sp. 2. Adult female. (a) leg 1; (b) leg 2; (c) leg III; (d) antenna; (e) abdomen, caudal ramus; (f) leg 5; (g) antennule. Figs f, g are on the same scale (horizontal 100  $\mu\text{m}$ ).

## ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank to Dr. Eduardo Onaka from Instituto de Pesca, APTA and Dr. Carlos Mendoza Palmero from Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México for their kindness in sending us specimens from their private collection.

## REFERENCES

Abdelhalim, A. I., Lewis, J. W., Boxshall, G. A. (1993). The external morphology of adult female ergasilid copepods (Copepoda: Poecilostomatoida): a comparison between *Ergasilus* and *Neoergasilus*. *Systematic Parasitology*, 24, 45-52.

Amado, M. A., Ho, J. & Rocha, C. E. F. (1995). Phylogeny and biogeography of the Ergasilidae (Copepoda, Poecilostomatoida), with reconsideration of the taxonomic status of the Vaigamidae. *Contributions to Zoology*, 65 (4): 233-243.

Boxshall, G. A. & Halsey, S. H. (2004). An Introduction to Copepod Diversity. The Ray Society, London.

Boxshall, G.; Walter, T. Chad (2013). Ergasilidae Burmeister, 1835. In: Walter, T.C. & Boxshall, G. (2017). World of Copepods database. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=128571> on 2017-11-22

Boxshall, J. A., & Defaye, D. (2008). Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 195-207.

Brito, M. F. G. & Bazzoli, N. (2003). Reproduction of the surubim catfish (Pisces, Pimelodidae) in the São Francisco River, Pirapora Region, Minas Gerais, Brazil. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, 55 (5): 624-633.

Buitrago-Suárez, U. A. & Burr, B. M. (2007). Taxonomy of the catfish *Pseudoplatystoma* Bleeker (Siluriformes: Pimelodidae) with recognition of eight species. *Zootaxa*, 1512: 1-38.

Campos, C. M., Fonseca, V. E., Takemoto, R. M. & Moraes, F. R. (2008). Fauna parasitária de chacara *Pseudoplatystoma fasciatum* (Siluriforme: Pimelodidae) do rio Aquidauana, Pantanal Sul Mato-grossense, Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 30 (1), 91-96.

Drummond, A.J., Ashton, B., Buxton, S., Cheung, M., Cooper, A., Duran, C., Field, M., Heled, J., Kearse, M., Markowitz, S., Moir, R., Stones-Havas, S., Sturrock, S., Thierer, T., Wilson, A. (2011). Geneious v5.4, Available from <http://www.geneious.com/>.



Ferraris, C.J., Jr. (2007). Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa*, 1418: 1-628.

Ho, J. S., Jayarajan, P., Radhakrishnan, S. (1992). Copepods of the family Ergasilidae (Poecilostomatoida) parasitic on coastal fishes of Kerala, India. *Journal of Natural History*, 26, 1227-1241.

Humason G. L. (1979). Animal tissue techniques. W. H. Freeman and Company, San Francisco.

Huys, R. & Boxshall, G. A. (2004). Copepod Evolution. *The Ray Society*, London, p. 468.

Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K-I, Miyata, K., 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Res.*, 30, 14, 3059-3066.

Littlewood, D. T. J; Bray, R. A. (2001). Interrelationships of the Platyhelminthes. *The Syst. Assoc. Spec.*, 60: 1-356,

Lopes, L. P. C., Varella, A. M. B. & Malta, J. C. O. (2009). Metazoan parasites of *Pseudoplatystoma punctifer* (Linnaeus, 1766) and *Pseudoplatystoma tigrinum* (Spix & Agassiz, 1829) (Siluriformes: Pimelodidae) of the Central Amazon Basin, Brazil. *Biologia Geral e Experimental*, 9 (2), 3-15.

Montú, M. A. & Boxshall, G. E. (2002). *Gauchergasilus*, a new genus for *Ergasilus euripedesi* Montú, 1980, an abundant parasitic copepod from the Patos Lagoon in southern Brazil. *Systematic Parasitology*, 51: 21-28.

Penn, O.; Privman, E.; Ashkenazy, H.; Landan, G.; Graur, D.; Pupko, T., (2010). GUIDANCE: a web server for assessing alignment confidence scores.

Ribeiro, F. R. V.; Daniel, L. H. R. & Walsh, S. J. (2017). Taxonomic revision of the South American catfish genus *Ageneiosus* (Siluriformes: Auchenipteridae) with the description of four new species. *Journal of Fish Biology*, 90: 1388-1478.

Rosim, D. F.; Boxshall, G. A. & Ceccarelli, P. S. (2013). A novel microhabitat for parasitic copepods: A new genus of Ergasilidae (Copepoda: Cyclopoida) from the urinary bladder of a freshwater fish. *Parasitology International*, 662: 347-354.

Song, Y., Wang, G. T., Yao, W. J., Gao, Q., & Nie, P. (2008). Phylogeny of freshwater parasitic copepods in the Ergasilidae (Copepoda: Poecilostomatoida)



based on 18S and 28S rDNA sequences. *Parasitology Research*, 102(2): 299–306.

Tang, D. & Kalman, J. E. (2008). A new genus and species of mesoparasitic ergasilid (Copepoda: Cyclopoida) from brackish water pufferfishes collected in northern Australian waters. *Systematic Parasitology*, 69: 89-99.

Walsh, S.J. (1990). A Systematic Revision of the Neotropical Catfish Family Ageneiosidae (Teleostei: Ostariophysi: Siluriformes). Unpublished Ph.D. Dissertation, University of Florida, Gainesville, 363p.

# A new genus of Ergasilidae (Copepoda: Cyclopoida) from nasal fossae of *Pimelodus maculatus* Lacepède, 1803.<sup>5</sup>

## ABSTRACT

A new genus collected from nasal fossae from *Pimelodus maculatus* is proposed. The new genus is characterized by species possessing rostral spine and retrostylets, features shared by *Vaigamus*, *Pseudovaigamus*, and *Gamispatus*. However, Gen. n. differs from them by the morphology of retrostylets, which is long, reaching the third segment. In addition, there is a small spine laterally to the claw, similar to *Gamispinus*.

## INTRODUCTION

A junior synonym of Ergasilidae, Vaigamidae accommodated *Vaigamus* Thatcher & Robertson, 1984, *Gamidactylus* Thatcher & Boeger, 1984, *Gamispatus* Thatcher & Boeger, 1984 and *Gamispinus* Thatcher & Boeger, 1984. The family was rejected after a phylogenetic analysis, based on 19 morphological characters (Amado et al., 1995). All representatives of the former Vaigamidae apparently compose a clade and are characterized by the presence of single or double retrostylets (as in *Gamispatus*), egg sac uniserrated, and by species that parasitize the nasal fossae of fishes.

## MATERIALS AND METHODS

The hosts were collected on the São Francisco River, Minas Gerais, Brazil in 2005. Nostrils were analyzed for parasites. Parasites were fixed in 5% formalin, dehydrated in a series of ethanol, cleared in methyl salicylate, and mounted on slides in Canada balsam. The specimens were visualized and illustrated in a BX51 microscope with DIC illumination, with lucida camera attached.

Order Cyclopoida Burmeister, 1834

Ergasilidae Burmeister, 1835

Gen. n. 2

Diagnosis: Cephalothorax fused to the first somite, simple and long retrostylets, reaching the fourth somite; short and rounded rostral spine; antenna with 6 segments; antenna presenting coxobase, two endopodal segments, lateral spine and terminal claw; spines elongated in the first exopodal segments of legs 1, 2

---

<sup>5</sup> Artigo formatado de acordo com a Revista Zoologia

and 3; leg four presenting exopod with 1 segment and endopod with two segments; coxa of all legs showing a spine; long and uniseriate egg sac.

Type species: N. gen. sp.

Etymology:

Gen. n. sp.

(Figs. 1A-J)

Taxonomic summary

Type Host: *Pimelodus maculatus* Lacepède, 1803

Site: nostrils

Locality: São Francisco River, Minas Gerais, Brazil.

Male: Unknown

Type specimens:

DESCRIPTION. Adult female (Fig. 1A–J) [based on 10 specimens]. Body comprising prosome and urosome; proosoma consisting of non-inflated well defined cephalosoma, well defined rostrum. Rostral spine present. Cephalosoma and first somite fused. Length of the cephalothorax less than twice the width, about half the length of the body. Restrostylets presente, long, reaching the third somite. Antenna with 6 segments, distally tapering, aesthetascus present in the fifth and sixth segments. Antenna with coxobase, 2 endopodal segments, lateral spine and terminal claw. Short coxobase, without setae, membrane between coxobase and first non-inflated endopodal segment. First segment endopodal approximately 3 times longer than the coxobase, without spines in the inner margin. Second segment slightly curved, smaller than the first segment, without sensillum. Lateral spine distally on the outer margin; claw slightly curved, without pit in the concave margin.

Mouth parts comprising mandible, maxilla and maxillule; maxilliped absent. Mandible with medium blade toothed along the inner margin. Maxillule presenting two sternal elements. Maxilla without spiny seta; base partially toothed in the convex margin. Swimming legs 1-4 birames, each with protopod with 2 segments, coxa and basis. Interpodal plates of all legs without spines. Armature of legs (setae, Arabic numerals; spines, Roman numerals) as in Tab. 1.

Table 1: Gen. n. 2 armature of legs (setae, Arabic numerals; spines, Roman numerals).

	Coxa	Basis	Exopod	Endopod
Leg 1	II-0	0-0	I-0; 0-1; II-5	0-1; II-5

Leg 2	I-0	0-0	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-2; I-4
Leg 3	0-0	0-1	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-2; I-4
Leg 4	0-0	0-1	II-4	0-1; 0-4

---

**Leg 1.** Coxa without spinules, two small distal spines present. Basis with smooth margins, no spinules, lacking distal seta. Exopod with 3 segments; first segment pilose on internal margin and distal spine at the outer margin, with spinules along all external margin, and presenting long distal spine; second segment with spinules along the entire outer margin, with a single seta; third segment with spinules along the entire outer margin, with a pecten seta and four pilose setae, plus two distal spines non-spinulated. Endopod with 2 segments; first segment with spinules along the entire outer margin, pilose, with a single seta; second segment elongated, with spinules distally, with 5 setae, plus 2 spines, one long and one short, only one of them spinulated.

**Legs 2 and 3 similar.** Coxa with distal small spine; basis without spinules, without distal seta. Exopod with 3 segments; first non-pilose segment, with spines along the entire outer margin, distal long spine present, without setae; second non-pilose segment, with spinules along the entire outer margin, with a single seta, distal spine absent; third segment with spinules along the whole external margin, with 6 setae, small distal spine present. Endopod with 3 segments; first non-pilose segment, with spinules distally at the outer margin and with a single seta; second non-pilose segment, with spines distally at the outer margin, with two setae, distal spine absent; third segment with spinules distally on the outer margin, with 4 setae and non-spinulated distal spine present.

**Leg 4.** Coxa with small distal spine, basis without distal seta, without spinules. Exopod with 1 segment; first pilose segment on the outer margin, with two small distal spines, and four setae. Endopod with 2 segments; first pilose segment, without spines, with a single seta; second segment with spinules distally on the outer margin, with 4 setae, distal spine absent.

**Leg 5** reduced to two small papillae located ventral and dorsally, each with a seta.

Urosome consisting of fifth somites, double genital somites, and three abdominal somites. Somite genital double with rounded shape, tapering distally, ventral surface ornamented with spinules along the posterior margin and lateral corners. Abdominal somites with rows of spinules on the post-ventral margins; anal segment bipartite. Caudal rami with a rectangular shape, each armed with a

long, medium and two small setae (lateral and ventral), rows of spinules present ventrally, immediately anterior to the short setae. Egg sac long composed of a single row of eggs.

## REMARKS

The single species of Gen. n. resembles “vaigamids” by the presence of retrostylets and, more closely to species of *Vaigamus*, *Pseudovaigamus* and *Gamispatus* by the presence of a rostral spine. Species of the new genus differ from species of these genera by the number of segments in the antenna (6 in the new genus) and/or by the simple retrostylets - in *Gamispatus* the retroestilete is double. The species of the new genus also presents a leg 4 similar to *Vaigamus*, *Gamispatus*, *Gamidactylus*, and *Gamispinus*, possessing the exopod with 1 segment and endopod with 2 segments. However, the new genus is diagnosed also by a singular morphology of the retrostylet - long, reaching the third segment. In addition, there is a small spine laterally to the claw, similar to *Gamispinus* but unique to all other species of the group of species diagnosed by the presence of retrostylets.

## LITERATURE CITED

Amado, M. A., Ho, J. & Rocha, C. E. F. (1995). Phylogeny and biogeography of the Ergasilidae (Copepoda, Poecilostomatoida), with reconsideration of the taxonomic status of the Vaigamidae. *Contributions to Zoology*, 65 (4): 233-243.

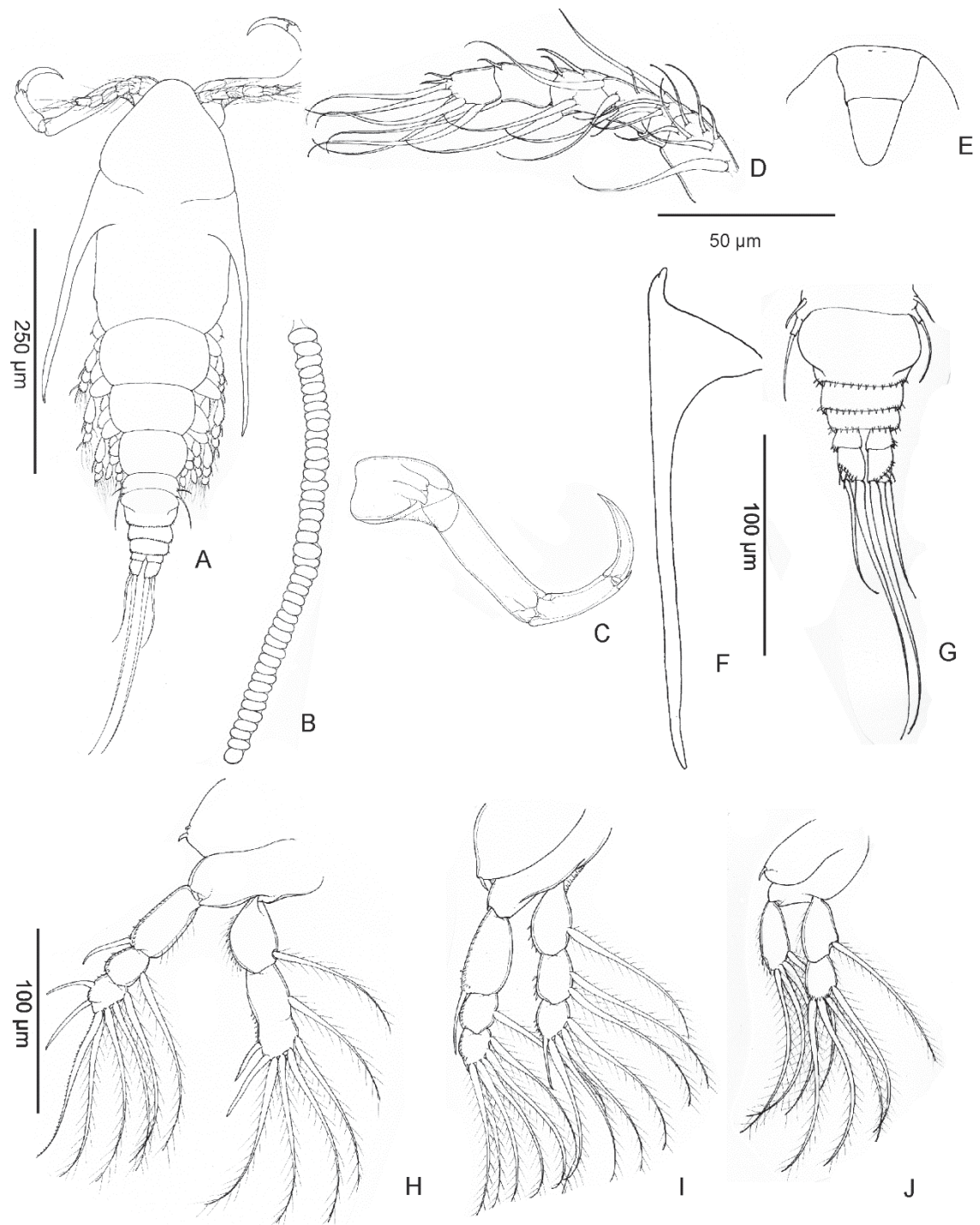


Figure 1 Gen. n. 2 Adult female: (A) dorsal view; (B) egg sac; (C) antenna; (D) antennule; (E) rostral spinel; (F) retrostyle; (G) urosoma; (H) leg 1; (I) legs 2-3; (J) leg 4.

## ANEXO I

Tabela 1: Lista de Hospedeiros coletados e triados, com suas respectivas famílias, ordens e local de coleta.

Gênero	Espécie	Família	Ordem	Localidade	N° hospedeiros amostrados	N° hospedeiros parasitados
<i>Acestrorhynchus</i>	<i>falcatus</i>	Acestrorhynchidae	Characiformes	Flona do Jamari - Rondônia	5	2
<i>Achirus</i>	sp.	Achiridae	Pleuronectiformes	Furo do Caeté - Praia de Ajuruteua, Pará	1	0
<i>Ageneiosus</i>	sp.	Auchenipteridae	Siluriformes	Lago Catalão - Manaus	2	2
<i>Ageneiosus</i>	<i>inermis</i>	Auchenipteridae	Siluriformes	Rio Paraguai - Corumbá, Mato Grosso do Sul	5	3
<i>Anableps</i>	sp.	Anablepidae	Cyprinodontiformes	Furo do Caeté - Praia de Ajuruteua, Pará	8	0
<i>Ancistrus</i>	sp.	Loricariidae	Siluriformes	Rio Acaiteua - Bacia do Quatipuru	1	0
<i>Apistogramma</i>	sp.	Chicliidae	Perciformes	Rio Acaiteua - Bacia do Quatipuru	7	0
<i>Arius</i>	sp.	Ariidae	Siluriformes	Mercado de Peixe - Bragança, Pará	5	0
<i>Astyanax</i>	sp.	Characidae	Characiformes	Rio Acaiteua - Bacia do Quatipuru	4	1
<i>Atherinella</i>	sp.	Atherinopsidae	Atheriniformes	Furo do Caeté - Praia de Ajuruteua, Pará	9	5
<i>Batrachoides</i>	<i>surinamensis</i>	Batrachoididae	Batrachoidiformes	Mercado de Peixe - Bragança, Pará	2	0
<i>Bourengerella</i>	<i>maculata</i>	Ctenoluciidae	Characiformes	Rio Apiacas - Mato Grosso	3	1
<i>Brachyhypopomus</i>	sp.	Hypopomidae	Gymnotiformes	Rio Acaiteua - Bacia do Quatipuru	1	0
<i>Brachyplatystoma</i>	sp.	Pimelodidae	Siluriformes	Mercado de Peixe - Bragança, Pará	2	0
<i>Brycon</i>	<i>cephalus</i>	Characidae	Characiformes	Rio Teles Pires - Alta Floresta, Mato Grosso	6	1
<i>Brycon</i>	<i>amazonicus</i>	Characidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	2	0
<i>Bryconops</i>	sp.	Characidae	Characiformes	Rio Cururutua - Bragança, Pará	19	0
<i>Calophysus</i>	<i>macropterus</i>	Pimelodidae	Siluriformes	Lago Catalão - Manaus	6	0
<i>Cetopsis</i>	sp.	Cetopsidae	Siluriformes	Lago Catalão - Manaus	12	0
<i>Carnegiella</i>	<i>strigata</i>	Gasteropelecidae	Characiformes	Rio Acaiteua - Bacia do Quatipuru, Pará	10	0
<i>Chicla</i>	sp.	Chicliidae	Perciformes	Rio Paraná - Bacia do Paraná	5	0
<i>Cichla</i>	<i>monoculus</i>	Cichlidae	Perciformes	Rio Paraná - Bacia do Paraná	2	0
<i>Colossoma</i>	<i>macropomum</i>	Characidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	2	1
<i>Pachyurus</i>	<i>bonariensis</i>	Sciaenidae	Perciformes	Rio Teles Pires - Alta Floresta, Mato Grosso	1	0
<i>Crenicara</i>	sp.	Cichlidae	Perciformes	Rio Cururutua - Bragança (SM)	1	0
<i>Crenichicla</i>	sp.	Cichlidae	Perciformes	Rio Cururutua - Bragança (SM)	4	0
<i>Curimata</i>	<i>inornata</i>	Curimatidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	1	0
<i>Cynoscion</i>	sp.	Sciaenidae	Perciformes	Furo do Caeté - Praia de Ajuruteua, Pará	2	0
<i>Cyphocarax</i>	sp.	Curimatidae	Characiformes	Itaboacal - Irituia	5	0
<i>Geophagus</i>	<i>proximus</i>	Cichlidae	Perciformes	Rio Paraná - Bacia do Paraná	3	0
<i>Hemiodus</i>	sp.	Hemiodontidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	2	0
<i>Hoplias</i>	<i>malabaricus</i>	Erythrinidae	Characiformes	Rio Teles Pires - Alta Floresta, Mato Grosso	6	2
<i>Hydrolicus</i>	<i>scomberoides</i>	Cynodontidae	Characiformes	Rio Teles Pires - Alta Floresta, Mato Grosso	3	3
<i>Leporinus</i>	<i>fasciatus</i>	Anostomidae	Characiformes	Flona do Jamari - Rondônia	2	1
<i>Leporinus</i>	sp.	Anostomidae	Characiformes	Rio Teles Pires - Alta Floresta, Mato Grosso	9	0
<i>Leporinus</i>	<i>freiderici</i>	Anostomidae	Characiformes	Rio Paraná - Bacia do Paraná	3	0
<i>Lycengraulis</i>	<i>batesii</i>	Engraulidae	Clupeiformes	Lago Catalão - Manaus	1	0



<i>Mesonauta</i>	<i>festivus</i>	Cichlidae	Perciformes	Lago Catalão - Manaus	2	0
<i>Metynnis</i>	sp.	Serrasalminae	Characiformes	Rio Paraná - Bacia do Paraná	4	0
<i>Monocirrhus</i>	<i>polyacanthus</i>	Polycentridae	Perciformes	Rio Acaiteua - Bacia do Quatipuru	1	0
<i>Mugil</i>	sp.	Mugilidae	Cyprinodontiformes	Furo do Caeté; Praia de Ajuruteua, Pará; Cooper Stuary, South Carolina	47	25
<i>Mylossoma</i>	sp.	Serrasalminae	Characiformes	Rio Teles Pires - Alta Floresta, Mato Grosso	5	1
<i>Oligoplites</i>	sp.	Carangidae	Perciformes	Furo do Caeté - Praia de Ajuruteua, Pará	5	0
<i>Oxydoras</i>	sp.	Doradidae	Siluriformes	Rio Paraguai - Mato Grosso do Sul	1	0
<i>Pellona</i>	<i>castelnaeana</i>	Pristigasteridae	clupeiformes	Lago Catalão - Manaus	1	1
<i>Piaractus</i>	<i>brachypomus</i> cf.	Characidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	1	0
<i>Pimelodus</i>	<i>maculatus</i>	Pimelodidae	Siluriformes	Rio Paraguai - Mato Grosso do Sul	1	1
<i>Pinirampus</i>	sp.	Pimelodidae	Siluriformes	Rio Apiacás - Mato Grosso	4	0
<i>Plagioscion</i>	<i>squamosissimus</i>	Sciaenidae	Perciformes	Lago Catalão - Manaus	1	0
<i>Potamorhina</i>	<i>altamazonica</i>	curimatidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	1	1
<i>Prochilodus</i>	sp.	Prochilodontidae	Characiformes	Rio Paraná - Bacia do Paraná	2	0
<i>Pseudoplatystoma</i>	<i>corruscans</i>	Pimelodidae	Siluriformes	Rio Teles Pires - Alta Floresta, Mato Grosso	5	1
<i>Pseudoplatystoma</i>	<i>reticulatum</i>	Pimelodidae	Siluriformes	Rio Teles Pires - Alta Floresta, Mato Grosso	2	2
<i>Pterophyllum</i>	<i>scalare</i>	Cichlidae	Perciformes	Lago Catalão - Manaus	2	0
<i>Pygocentrus</i>	<i>nattereri</i>	Serrasalminae	Characiformes	Rio Paraguai - Mato Grosso do Sul	1	1
<i>Rhamdia</i>	<i>quelen</i>	Pimelodidae	Siluriformes	Rio Teles Pires - Alta Floresta, Mato Grosso	2	3
<i>Rhytiodus</i>	<i>microlepis</i>	Anostomidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	4	0
<i>Salminus</i>	sp	Characidae	Characiformes	Rio Paraguai - Mato Grosso do Sul	1	0
<i>Schizodon</i>	<i>fasciatus</i>	Anostomidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	5	3
<i>Selene</i>	<i>setapinnis</i>	Carangidae	Perciformes	Furo do Caeté - Praia de Ajuruteua, Pará	1	0
<i>Semaprochilodus</i>	<i>taeniurus</i>	Prochilodontidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	6	0
<i>Serrasalmus</i>	sp	Characidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	8	5
<i>Serrasalmus</i>	<i>spilopleura</i>	Characidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	3	0
<i>Serrasalmus</i>	<i>altispinus</i>	Characidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	6	0
<i>Serrasalmus</i>	<i>elongatus</i>	Characidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	1	0
<i>Serrasalmus</i>	<i>rhombeus</i>	Serrasalminae	Characiformes	Rio Paraná - Bacia do Paraná/ Lago Catalão, AM	2	1
<i>Sorubim</i>	<i>lima</i>	Pimelodidae	Siluriformes	Rio Teles Pires - Alta Floresta, Mato Grosso	1	1
<i>Synbranchus</i>	sp.	Synbranchidae	Synbranchiformes	Itaboacal - Irituia	2	0
<i>Triportheus</i>	<i>angulatus</i>	Triportheidae	Characiformes	Lago Catalão - Manaus	1	0

TOTAL 289

Tabela 2: espécies disponíveis para estudos morfológicos, provenientes de coleção particular e empréstimo de museu, com seus respectivos hospedeiros e local de coleta, quando disponível.

Coleção Particular Dr. Vernon Thatcher		
Parasito	Hospedeiros	Localidade
<i>Acusicola</i> sp.	<i>Colossoma centropomum</i> / Pacu	não disponível
<i>Acusicola</i> sp.	<i>Arapaima gigas</i> (Schinz, 1822)	não disponível
<i>Brasergasilus</i> sp.	não disponível	não disponível
<i>Brasergasilus oranus</i>	<i>Anodus elongatus</i> Agassiz, 1829	Manuas - AM
<i>Brasergasilus jaraquensis</i>	<i>Semaprochilodus insignis</i> (Jardine, 1841)	Manuas - AM
<i>Ergasilus</i> sp.	<i>Schizodon</i> sp.	não disponível
<i>E. chelanguatus</i>	não disponível	não disponível
<i>E. callophysus</i>	<i>Ageneiosus brevifilis</i> (Linnaeus, 1766)	Lago Catalão, Manaus - AM
<i>E. cyanopictus</i>	<i>Mugil</i> sp.	Rio Grande - RS
<i>E. colomesus</i>	<i>Colomesus asellus</i> <i>Colomesus asellus</i>	Manuas - AM
<i>E. leporinidis</i>	<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1837)	não disponível
<i>E. lizae</i>	<i>Mugil</i> sp.	El Salvador, América Central; Rio de Janeiro
<i>E. pitalicus</i>	<i>Cichlassoma</i> sp.	Rio Pital, Valle, Colombia
<i>E. salminus</i>	<i>Salminus franciscanus</i> Lima & Britski, 2007	não disponível
<i>E. thatcheri</i>	<i>Rhandia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Lago Catalão, Manaus - AM
<i>Gamidactylus</i> sp.	<i>Pimelodus</i> sp.; <i>Leporinus</i> sp.	não disponível
	<i>Colossoma macropomum</i> (Cuvier, 1816)	Manuas - AM
<i>Gamidactylus jaraquensis</i>	<i>Piaractus brachypomus</i> (Cuvier, 1818)	Manuas - AM
	<i>Acestrorhynchus falcatus</i> (Bloch, 1794)	Manuas - AM
<i>Gamidactylus jaraquensis</i>	<i>Pimelodus</i> sp.	não disponível
	<i>Leporinus</i> sp.	não disponível
<i>Gamispatalus schizodontis</i>	<i>Pimelodus</i> sp.; <i>Leporinus</i> sp.	não disponível
<i>Gamispinus diabolicus</i>	<i>Ageneiosus brevifilis</i> (Linnaeus, 1766)	Manuas - AM
Gen. n. 2	<i>Pimelodus maculatus</i> Lacepède, 1803	Rio São Francisco - MG
<i>Miracetyma etimaruya</i>	não disponível	não disponível
	<i>Curimatella lepidura</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	não disponível
<i>Miracetyma</i> sp.		
<i>Pseudovaigamus spinicephalus</i>	<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	Lago Catalão, Manaus - AM
<i>Therodamas elongatus</i>	não disponível	não disponível
<i>Vaigamus retrobarbatus</i>	<i>Roeboides</i> sp.	não disponível

Coleção INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Parasito	Hospedeiros	Localidade
<i>E. triangularis</i>	<i>Laemolyta taeniata</i>	Rio Guaporé, Pimenteira - RO
<i>E. hydrolycus</i>	<i>Hydrolycus scomberoides</i> (Cuvier, 1819)	Ilha de Marchantaroa, Rio Solimões - AM
<i>E. hypophthalmus</i>	<i>Hypophthalmus fimbriatus</i> Kner, 1858	Furo da Catalão, Manaus - AM
<i>E. holobryconis</i>	<i>Holobrycon pesu</i> Müller & Troschel, 1845	Rio Ji-Paraná, Machado - RO
<i>E. turucuyus</i>	<i>Acestrorhynchus falcatus</i> (Bloch, 1794)	Rio Pacaás Novos, Guajará-Mirim - RO
<i>E. urupaensis</i>	<i>Prochilodus nigricans</i> Spix & Agassiz, 1829	Rio Urapá, Ji-Paraná - RO
<i>E. yumaricus</i>	<i>Pygocentrus nattereri</i> Kner, 1858	Rio Pacaás Novos, Guajará-Mirim - RO

Tabela 3: Matriz de caracteres morfológicos dos gêneros de Ergasilidae usada na chave de identificação.

Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Anthessius</i>	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bomolochus</i>	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Abergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	1	3	0	0	0	1	0	0	1	1	2	-	-	2	0	0
<i>Acusicola</i>	1	0	0	-	0	0	2	1	0	3	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Amplexibranchius</i>	1	0	0	-	0	0	2	1	0	3	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>Brasergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	1	0	1	1	0	1	1	1	-	-	1	1	0
<i>Dermoergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Ergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Gamidactylus</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0
<i>Gamispatulus</i>	1	1	1	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	2	1	1	1	0
<i>Gamispinus</i>	1	0	1	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0
<i>Gauchergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	2	0	0	3	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Gen. n. 1	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	1	0	1	0	1	0	1	-	-	1	0	0
Gen. n. 3	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Majalincola</i>	1	0	0	-	1	0	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Miracetyma</i>	1	0	0	-	0	0	2	1	0	3	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>Mugilicola</i>	1	0	0	-	0	1	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	1	-	-	1	0	0
<i>Neoergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	2	0	0	0
<i>Nipergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Paeonodes</i>	1	0	0	-	0	1	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Paraergasilus</i>	1	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Pindapixara</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0
<i>Prehendorastrus</i>	1	0	0	-	0	0	2	0	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Pseudergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Pseudovaigamus</i>	1	1	1	0	0	0	2	0	0	3	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0
<i>Rhinergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	2	0	0	3	0	0	0	1	1	0	0	0	2	-	-	1	1	0
<i>Sinergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Teredophilus</i>	0	0	0	-	0	0	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	0
<i>Therodamas</i>	1	0	0	-	1	0	2	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Thersitina</i>	1	0	0	-	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Tiddergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Urogasilus</i>	1	0	0	-	0	0	2	0	0	3	0	0	0	0	1	0	1	1	2	-	-	2	1	0
<i>Vaigamus</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1	0

Tabela 4: Matriz de caracteres morfológicos das espécies de Ergasilidae usadas nas análises morfológicas.

Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Anthessius</i> sp.	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bomolochus bellones</i>	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Abergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	1	3	0	0	0	1	0	0	1	1	2	-	-	2	0	0
<i>Acusicola brasiliensis</i>	1	0	0	-	0	0	2	1	0	3	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Acusicola</i> sp.	1	0	0	-	0	0	2	1	0	3	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Amplexibranchius</i>	1	0	0	-	0	0	2	1	0	3	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>Brasergasilus guaporensis</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	1	0	1	1	0	1	1	1	-	-	1	1	0
<i>Dermoergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Ergasilus anchoratus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Ergasilus arthrosis</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Ergasilus funduli</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Ergasilus hypomesi</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Ergasilus peregrinus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Ergasilus scalaris</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Ergasilus</i> sp. 1	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Ergasilus</i> sp. 2	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Ergasilus tumidus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>Ergasilus versicolor</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Ergasilus yaluzangbus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Gamidactylus piranhus</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0
<i>Gamispatulus schizodontis</i>	1	1	1	1	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	2	1	1	1	0
<i>Gamispinus diabolicus</i>	1	0	1	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0
<i>Gauchergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	2	0	0	3	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
Gen. n. 3 <i>bryconis</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
Gen. n. 3 <i>hydrolicus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
Gen. n. 3 <i>leporinidis</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
Gen. n. 3 n. sp.	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	1	0	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0
Gen. n. 3 sp. 1	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Gen. n. 3 <i>turucuyus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
Gen. n. 3 <i>urupaensis</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
Gen. n. 3 <i>yumaricus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Majalincola</i>	1	0	0	-	1	0	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Miracetyma piraya</i>	1	0	0	-	0	0	2	1	0	3	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>Mugilicola</i>	1	0	0	-	0	1	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	1	-	-	1	0	0
<i>Neoergasilus japonicus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	2	0	0	0
<i>Nipergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Paeonodes</i>	1	0	0	-	0	1	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Paraergasilus brevidigitus</i>	1	0	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Pindapixara</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	1	1	1	0
<i>Prehendorastrus</i>	1	0	0	-	0	0	2	0	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Pseudergasilus parasiluri</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>Pseudovaigamus</i>	1	1	1	0	0	0	2	0	0	3	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0
<i>Rhinergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	2	0	0	3	0	0	0	1	1	0	0	0	2	-	-	1	1	0
Gen. n. 1	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	1	0	1	0	1	0	1	-	-	1	0	0
<i>Sinergasilus major</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0

<i>Teredophilus</i>	0	0	0	-	0	0	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	2	0	0
<i>Therodamas fluviatilis</i>	1	0	0	-	1	0	2	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Thersitina</i>	1	0	0	-	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0
<i>Tiddergasilus</i>	1	0	0	-	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Urogasilus</i>	1	0	0	-	0	0	2	0	0	3	0	0	0	0	1	0	1	1	2	-	-	2	1	0
<i>Vaigamus retrobarbatus</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	0	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1	0

## ANEXO II

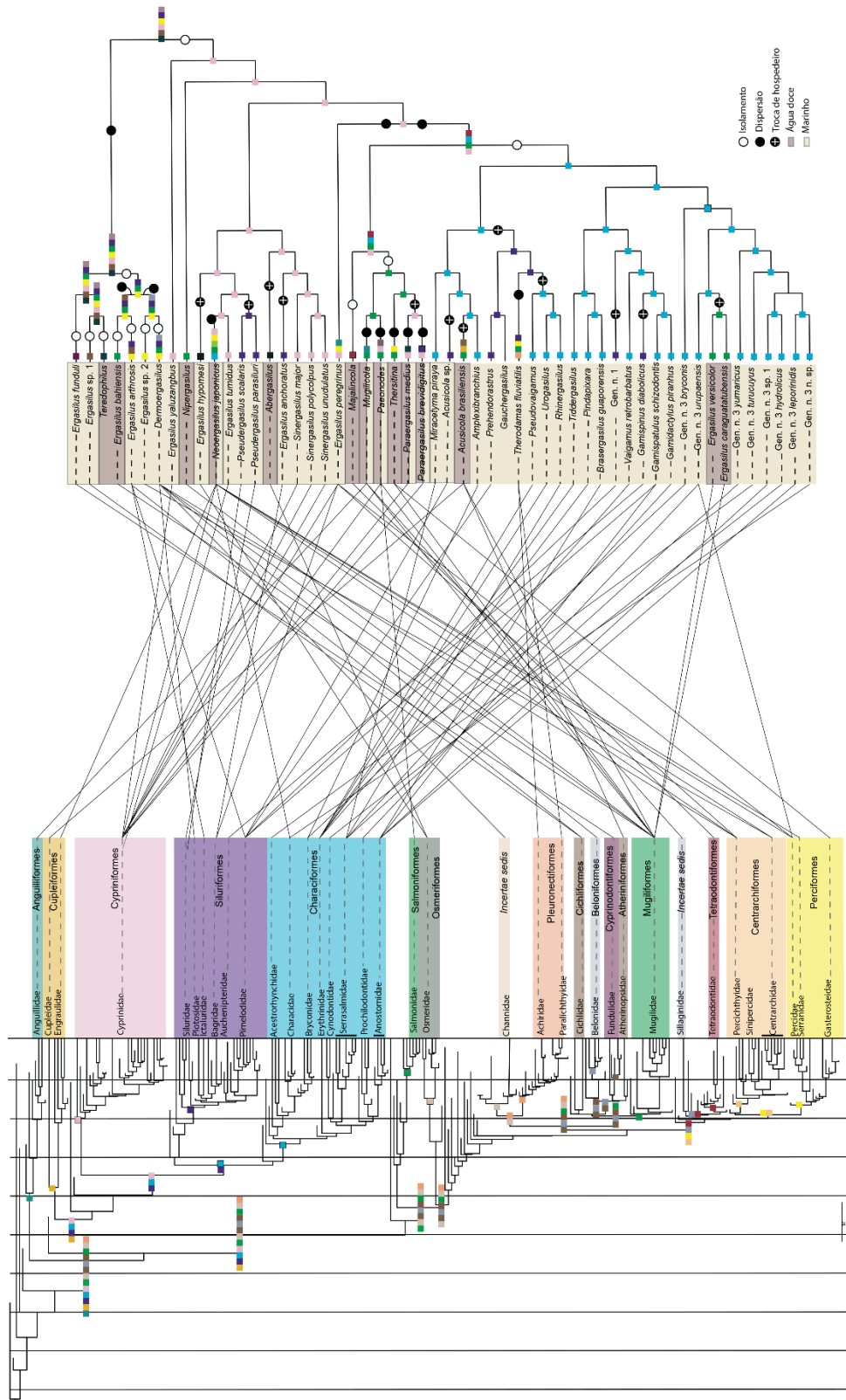


Figura 1: Otimização, conforme o algoritmo de Lieberman (2000), de hospedeiros sobre a filogenia Bayesiana de 54 táxons de Ergasilidae (Marques, Cap. 1). Nós resultantes de isolamento são indicados com círculos brancos, expansão são indicados com círculos pretos e troca de hospedeiros com círculos

pretos com cruz. As cores dos quadrados referem-se às mesmas cores indicadas no cladograma de hospedeiros (inferior). A filogenia dos hospedeiros foi modificada de Betancur et al. (2017).

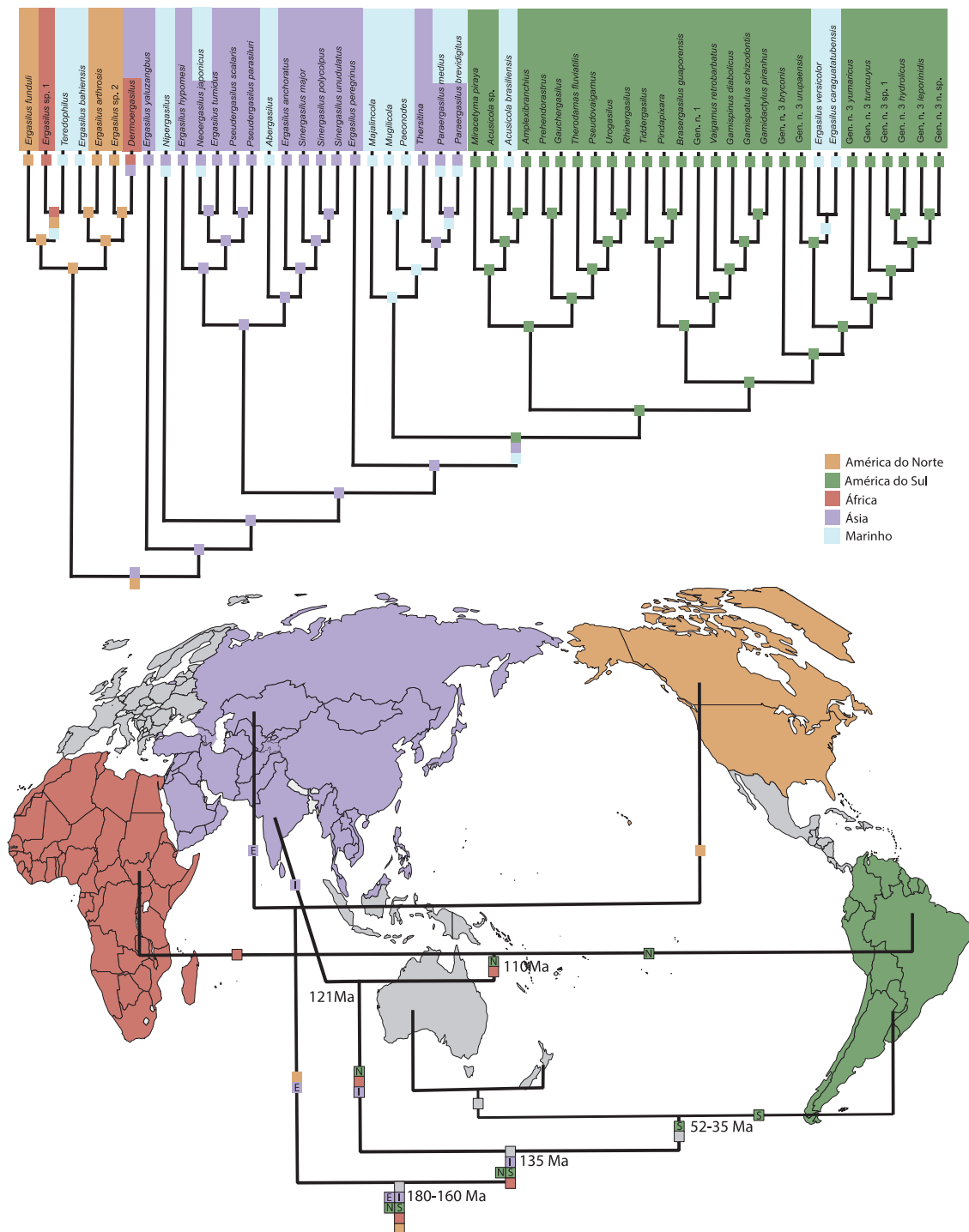


Figura 2: Análise biogeográfica de 54 táxons de Ergasilidae de acordo com o ambiente e continentes nos quais ocorrem, de acordo com a otimização de Lieberman (2000). O cladograma de área e datas de separação das unidades geográficas foi modificado de SanMartin e Ronquist (2004)